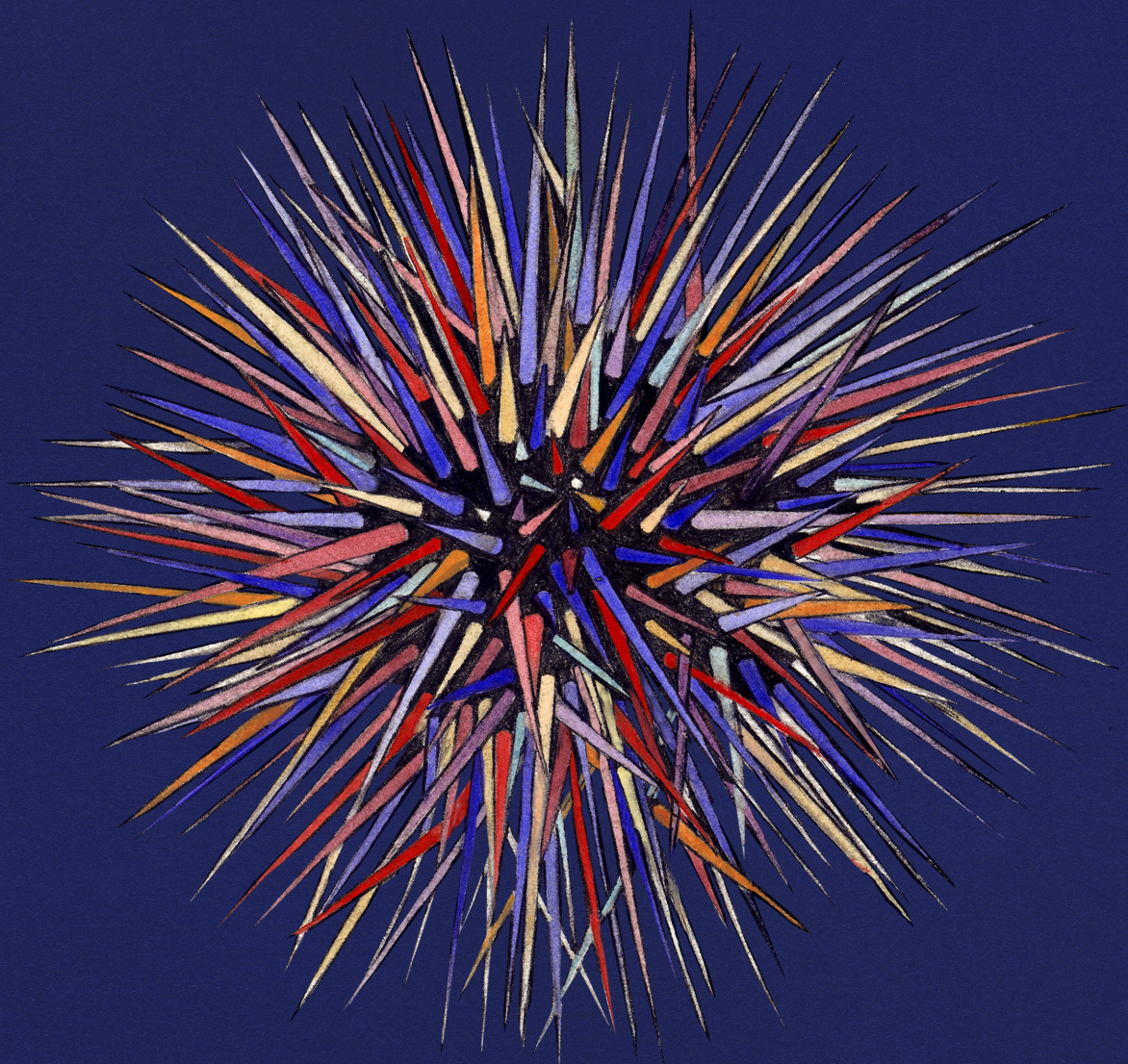


Tesis doctoral
2013

Estrategia vital y dinámica poblacional del erizo *Paracentrotus lividus*



Rosana Ouréns Chans



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Departamento de Biología Celular e Molecular



TESIS DOCTORAL

Estrategia vital y dinámica poblacional del erizo
Paracentrotus lividus

Rosana Ouréns Chans

2013

Directores:

Dr. Luis Fernández Rodríguez

Dr. Juan Freire Botana

Doctorado en Biología Marina y Acuicultura
Departamento de Biología Celular y Molecular

A mis padres

*Hay una fuerza motriz más poderosa que el vapor, la
electricidad y la energía atómica: la voluntad*

Albert Einstein

*Bajo las aguas poco profundas de la costa
anco mi coraza. No segrego ni nácar
ni perlas, la belleza no me importa,
enlutado guerrero que, con sus negras lanzas,
se oculta en una grieta de la roca.
Viajar es arriesgado pero a veces me muevo
—las espinas haciendo de muletas—
y, por torpe, las olas me revuelcan.
En el mar peligroso busco la roca
de donde no haya de moverme nunca.
En la armadura soy mi propio prisionero:
una prueba de cómo, si no hay riesgo,
la vida es un fracaso.
Afuera está la luz y canta el mar.
Dentro de mí la sombra: la seguridad.*

Joan Margarit (*Erizo de Mar*, 1993)

Agradecimientos

Escribir esta tesis ha sido una dura labor a la que he dedicado muchos años de trabajo. Durante este largo proceso toda la energía e ilusión inicial se van consumiendo lentamente, y atraviesas por malos momentos en los que te desanimas y piensas que no acabarás nunca. Es por esta razón que escribir hoy estas líneas me produce una gran satisfacción personal. Sin embargo nunca habría conseguido llegar hasta aquí sin la colaboración de muchas personas a las que tengo que agradecer su ayuda y apoyo constante.

En primer lugar a mis directores de tesis, Juan y Luis, porque este trabajo es tanto obra mía como vuestra. Os estaré siempre agradecida por haberme aceptado como doctoranda y haberme introducido así en el campo de la investigación. Gracias también por transmitirme pacientemente vuestros conocimientos, y por razonar conmigo en cada una de mis cabezonerías, que no fueron pocas.

Tengo que agradecerle especialmente a Juan el tiempo que me ha dedicado, que es más del que le correspondía como director, y todo el apoyo y motivación que me dio cuando lo necesité (aunque fuese en forma de largos sermones). También le agradezco la oportunidad que me ha brindado de participar en otros proyectos de investigación, que aunque me restaron tiempo de trabajo en mi tesis, me han aportado nuevas experiencias y conocimientos tanto en el campo profesional como en el personal.

Los muestreos no habrían sido tan llevaderos sin mis compañeros del grupo de investigación. Todos habéis *disfrutado*, antes o después, del bonito trabajo en equipo durante el procesado de las muestras. Es verdad que era un trabajo entretenido, pero

que requería de tiempo ¡y todos los meses durante dos años! Agradezco especialmente a María, Inés, Gema, Carol, Diana y a Nacho su colaboración continua, incluso cuando esto significaba ir a la Universidad un sábado por la mañana. Elena elaboró gran parte de los mapas de esta tesis, y María José me ayudó con la estadística y a manejar R. ¡Finalmente conseguiste que este programa me pareciese el invento del siglo!

Cabe mencionar también la colaboración del Departamento de Biología Celular de la Universidad de A Coruña, que nos permitió usar su microscopio de epifluorescencia para el desarrollo del capítulo de crecimiento; y la colaboración del Acuario Finisterrae de A Coruña, que mantuvo en sus instalaciones los erizos empleados en un experimento de validación de la edad durante un año.

Y ya mezclando lo personal con lo profesional, me gustaría hacer una mención especial a Corme, mi paraíso particular, y mi vínculo con el mar. Supongo que de haber nacido en otro sitio mi vocación habría sido otra. Mientras estuve trabajando en la Cofradía de pescadores de Corme aprendí a ver las cosas desde otra perspectiva, la de los pescadores. Estoy agradecida por eso, por el trato que recibí mientras trabajé con ellos y por las horas de trabajo que me perdonaron para que se las dedicara a la tesis. También debo mencionar a los pescadores de Lira y Porto do Son (Moncho padre e hijo, Marco, Pepe, Abelardo y Pablo), por su buena predisposición en los muestreos y su interés por mi trabajo.

Pero sobre todo tengo que agradecer a mi familia su apoyo incondicional durante estos siete años. Porque siempre habéis confiado en mí y me habéis motivado para acabar la tesis. Porque nunca me faltasteis cuando os necesité, y me acompañasteis a los muestreos cuando os lo pedí. Gracias, papá, por tus dibujos, por la noche que compartiste conmigo terminando el trabajo para la obtención del DEA, por aprenderte de memoria el nombre de *Paracentrotus lividus* de tanto escribirlo. Gracias, mamá, por todas las flaneras que lavaste durante los muestreos, por buscarme algunas muestras perdidas, y sobre todo por ser mi cocinera, lavadora, planchadora, enfermera, etc. durante toda mi vida, pero especialmente durante este último año, con la única intención de que me centrara en la tesis y que “la acabase de una vez” (¿cuántas veces lo dirías?). Gracias, Aida, por el esfuerzo que hiciste para prepararme la bibliografía, y también por intentar no molestarme mientras redactaba la tesis (¡esto sin duda fue lo más complicado!).

Siguiendo con la familia, tengo que agradecerle a mi primo David el tiempo que le dedicó a la portada y a los dibujos de inicio de cada capítulo. ¡No te podían quedar mejor!

Debo agradecer también a Luigi y a la familia Baños (Guillermo, Elba, David, Maru, Denise, Iván, y los pequeños Mathías e Ivanna) su gran hospitalidad mientras estuve en Ecuador. Hicisteis que me sintiera parte de vuestra familia.

Tampoco me olvido del apoyo que recibí de todos mis amigos, especialmente durante este último año, el más duro en cuanto al trabajo de la tesis. Sólo con vuestra presencia conseguisteis que esta carga fuese menos pesada. Gracias a Hadri, Nando, Fani, Euni, Aldara, Rubén, y a los *Rodis* y *Brujitas* (Aida, Lore, Ade, Vane, Leti, Sirka, Alma, Martín 1 y 2, Illote, David, Ale, Diego, Heitor y Ray). Gracias por la música que compartisteis conmigo para que fuese más amena la elaboración de la tesis, gracias por acogerme en vuestras casas durante mis visitas a Coruña; por saber escucharme, entenderme y aconsejarme ante mis múltiples indecisiones; por las rondas de los sábados; por mantenerme entretenida diariamente con vuestras conversaciones de *whatsapp*; por cada vez que me hicisteis reír y por conseguir que me olvidara por momentos de la tesis.

Este trabajo se realizó en el marco de los proyectos OURIGAL (CTM 2005-07645/MAR) y CONNECT (CTM 2006-09043/MAR), financiados por el Ministerio español de Educación y Ciencia y los fondos FEDER de la Unión Europea.

Asimismo, la realización de esta tesis también ha sido posible gracias a la financiación recibida de la Xunta de Galicia en forma de una beca de tercer ciclo (2005/2006), un contrato predoctoral perteneciente al programa María Barbeito (2007/2010), y una bolsa para la realización de una estancia en Ecuador (2009).

Resumen / Resumo / Abstract

Resumen

En un contexto de sobre-explotación de las pesquerías de equinoideos, esta tesis analiza la estrategia vital y dinámica poblacional del erizo *Paracentrotus lividus*, centrándose en los factores que causan variabilidad espacial a escala local en su reproducción, crecimiento y reclutamiento. Los equinoideos presentan una estructura espacial compleja, y las densas agregaciones que forman ofrecen protección a sus integrantes. En estas condiciones de alta densidad local, los erizos aumentan su tamaño gonadal y su tasa de crecimiento. El reclutamiento de la población también fue mayor en los agregados, presentando una fuerte denso-dependencia inversa al aumentar potencialmente con la densidad de adultos. Asimismo, la tasa de crecimiento corporal se incrementó en zonas profundas (12 m), y la escasez de individuos menores de 40 mm de diámetro en esta área sugiere un movimiento migratorio desde las zonas someras (4 m). La estructura metapoblacional de los equinoideos y los efectos Allee que hemos observado en su estrategia vital influyen en la efectividad del sistema de gestión. El primer paso para mejorar la gestión del erizo en Galicia es acoplar las escalas de gestión a las biológicas, eliminando el desajuste actual. La implementación de reservas marinas en las zonas de reclutamiento y el establecimiento de sistemas rotacionales que garanticen una explotación parcial de los agregados podrían maximizar las capturas y asegurar al mismo tiempo la sostenibilidad de las pesquerías.

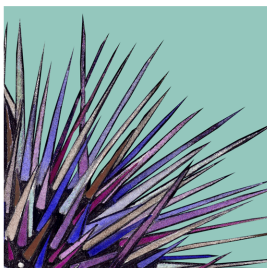
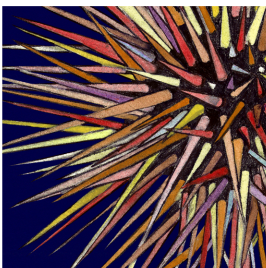
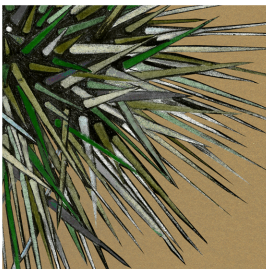
Resumo

Nun contexto de sobre-explotación das pesquerías de equinoideos, esta tese analiza a estratexia vital e a dinámica das poboacións do ourizo *Paracentrotus lividus*, centrándose nos factores que causan variabilidade espacial a escala local na reprodución, crecemento e recrutamento. Os equinoideos presentan unha estrutura espacial complexa, e as densas agregacións que forman ofrecen protección aos seus integrantes. Nestas condicións de alta densidade local, os ourizos aumentan o seu tamaño gonadal e a taxa de crecemento. O recrutamento da poboación tamén foi maior nos agregados, presentando unha forte denso-dependencia inversa xa que aumenta potencialmente coa densidade dos adultos. Así mesmo, a taxa de crecemento corporal incrementou nas áreas profundas (12 m), e a escaseza de individuos menores de 40 mm de diámetro nestas áreas suxire un movemento migratorio dende as zonas superficiais (4 m). A estrutura metapoboacional dos equinoideos e os efectos Allee que observamos na súa estratexia vital inflúen na efectividade do sistema de xestión. O primeiro paso para mellorar a xestión do ourizo en Galicia é acoplar as escalas de xestión ás biolóxicas, eliminando o desaxuste actual. O establecemento de reservas mariñas nas zonas de recrutamento e de sistemas rotacionais que garanten unha explotación parcial dos agregados, poderían maximizar as capturas e asegurar ao mesmo tempo o sostemento das pesquerías.

Abstract

In an over-exploitation context of echinoids fisheries, this thesis analyzes the life history traits and population dynamics of the sea urchin *Paracentrotus lividus*, focusing on the factors that cause spatial variability in its reproduction, growth and recruitment to local scale. Echinoids have a complex spatial structure and form dense aggregations that offer protection to its members. Under these conditions of high local density, sea urchins increase their gonadal size and growth rate. Recruitment is also higher in the aggregates and it shows strong inverse density dependence, increasing potentially with adults density. Also, the growth rate was higher in deep areas (12 m), and the scarcity of individuals under 40 mm of diameter in this habitat suggests a migration from shallow areas (4 m). The metapopulation structure of the echinoids and the Allee effects we observed in their vital strategy, influence the effectiveness of the management system. The first step to improve the management of the sea urchin fisheries in Galicia is to

couple management and biological scales, eliminating the current mismatch between them. The implementation of marine reserves in recruitment areas and the establishment of rotational systems that guarantee a partial exploitation of the aggregates could maximize catches while ensuring the sustainability of these fisheries.



Índice

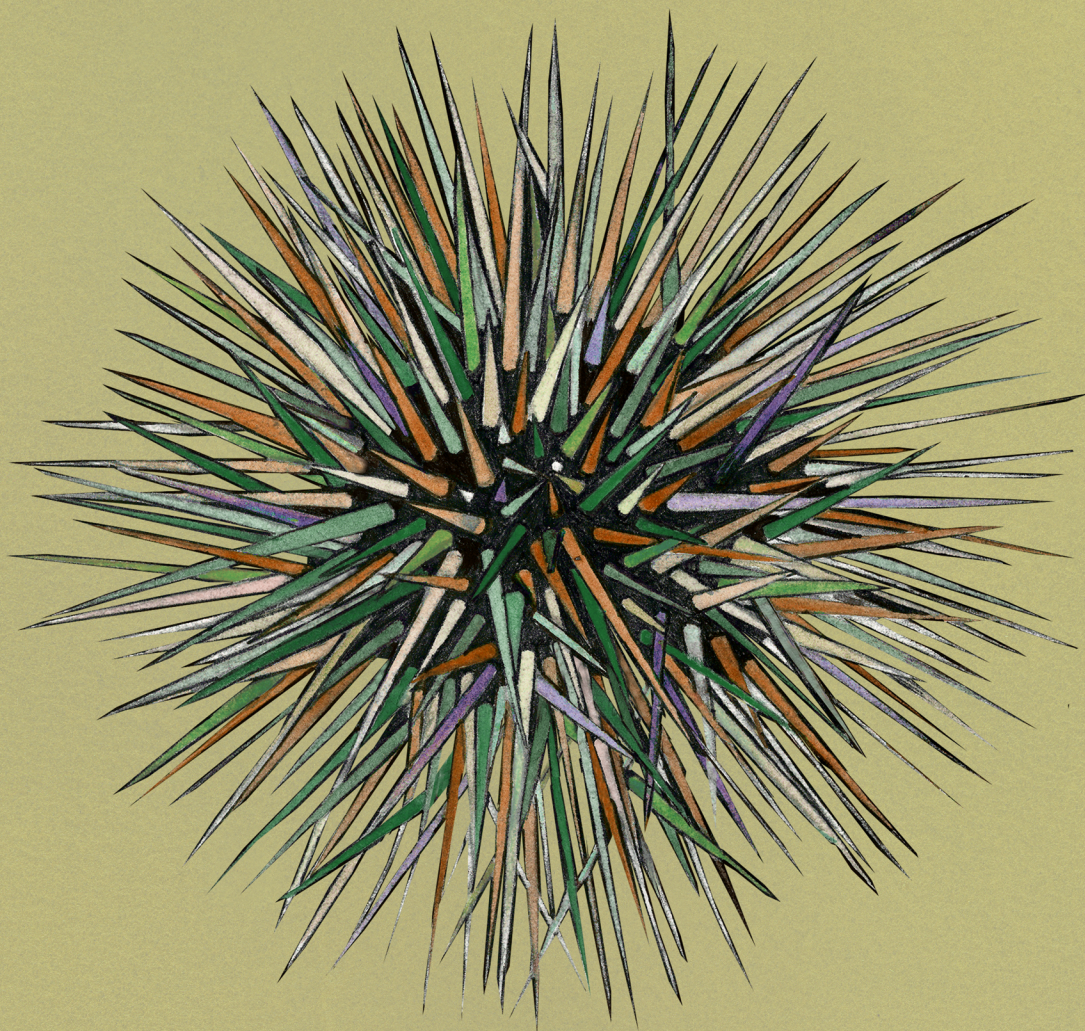
AGRADECIMIENTOS	VII
RESUMEN / RESUMO / ABSTRACT	XI
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. Estado de los mercados y pesquerías de equinoideos a nivel mundial	2
1.1.1. Importancia económica de las pesquerías de erizo en el Atlántico oriental	4
1.1.2. Importancia económica de los equinoideos en España	6
1.1.3. La pesquería de erizo en Galicia	8
1.2. Estructura espacial de las poblaciones de equinoideos	12
1.3. Biología y distribución del erizo <i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck, 1816)	14
1.4. Objetivos de la tesis	17
2. METODOLOGÍA GENERAL	21
2.1. Área de estudio	21
2.2. Estrategia de muestreo	23

3. PATRONES GEOGRÁFICOS, POBLACIONALES Y ESTACIONALES EN LOS PARÁMETROS REPRODUCTIVOS DEL ERIZO DE MAR <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i>	29
3.1. Introducción.....	30
3.2. Metodología.....	31
3.2.1. Índice gonadal	31
3.2.2. Época y frecuencia de puesta	35
3.3. Resultados	37
3.3.1. Producción gonadal.....	37
3.3.2. Época y frecuencia de puesta	40
3.4. Discusión.....	41
3.4.1. Talla de madurez sexual	41
3.4.2. Producción gonadal.....	41
3.4.3. Ciclo reproductivo y época de puesta	44
3.4.4. Conclusiones e implicaciones para gestión pesquera	46
4. DEFINICIÓN DE UN NUEVO E INSEGADO ÍNDICE GONADAL PARA INVERTEBRADOS ACUÁTICOS Y PECES: SU APLICACIÓN EN EL ERIZO DE MAR <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i>.....	49
4.1. Introducción.....	50
4.2. Metodología.....	52
4.3. Resultados	54
4.4. Discusión.....	57
5. DINÁMICA REPRODUCTIVA DEL ERIZO <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i> EN LAS COSTAS DE GALICIA (NW ESPAÑA): EFECTO DEL HÁBITAT Y DE LA DENSIDAD POBLACIONAL.....	61
5.1. Introducción.....	62
5.2. Metodología.....	63

5.2.1.	Área de estudio y diseño del muestreo	63
5.2.2.	Procesado de las muestras	65
5.2.3.	Estimación de la talla de madurez sexual	65
5.2.4.	Estimación del índice gonadal.....	66
5.3.	Resultados	71
5.3.1.	Talla de madurez sexual	71
5.3.2.	Ciclo reproductivo.....	72
5.4.	Discusión.....	75
6.	MÉTODOS DE ESTUDIO DEL CRECIMIENTO EN EQUINOIDEOS	81
6.1.	Introducción.....	82
6.2.	Métodos para estimar el crecimiento en equinoideos	83
6.2.1.	Seguimiento periódico de la talla	83
6.2.2.	Uso de marcadores químicos.....	84
6.2.3.	Análisis de frecuencia de tallas	85
6.2.4.	Lectura de los anillos de crecimiento	86
6.3.	Modelos de crecimiento	88
6.3.1.	Modelo de crecimiento logístico (Verhulst 1838)	88
6.3.2.	Modelo de crecimiento de Gompertz (Gompertz 1825).....	90
6.3.3.	Modelo de crecimiento de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1938)	90
6.3.4.	Modelo de crecimiento de Richards (Richards 1959)	92
6.3.5.	Modelo de crecimiento de Jolicoeur (Jolicoeur 1985).....	93
6.3.6.	Modelo de crecimiento de Tanaka (Tanaka 1982, 1988)	94
6.4.	Revisión de los estudios de crecimiento en equinoideos	95
7.	EFFECTO DEL HÁBITAT Y DE LA DENSIDAD POBLACIONAL EN EL CRECIMIENTO DEL ERIZO DE MAR <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i> EN GALICIA	103
7.1.	Introducción.....	104
7.2.	Metodología	106

7.2.1.	Zona de estudio y estrategia de muestreo	106
7.2.2.	Estimación de la edad	107
7.2.3.	Periodicidad en la formación de anillos de crecimiento	109
7.2.4.	Estimación del crecimiento	110
7.3.	Resultados	113
7.3.1.	Validación del método para estimar la edad	113
7.3.2.	Análisis del crecimiento	114
7.3.3.	Efecto de la profundidad y densidad en el crecimiento	116
7.4.	Discusión	118
8.	INFLUENCIA DEL HÁBITAT Y DE LA DENSIDAD POBLACIONAL EN EL RECLUTAMIENTO Y LA DINÁMICA ESPACIAL DEL ERIZO DE MAR <i>PARACENTROTUS LIVIDUS</i> EN GALICIA	125
8.1.	Introducción	126
8.2.	Metodología	128
8.2.1.	Zona de estudio y estrategia de muestreo	128
8.2.2.	Distribución espacial de la población	129
8.2.3.	Reclutamiento	130
8.3.	Resultados	132
8.3.1.	Patrones espaciales de distribución	132
8.3.2.	Densidad de reclutas	134
8.4.	Discusión	139
9.	DISCUSIÓN GENERAL: IMPLICACIONES EN GESTIÓN PESQUERA	145
9.1.	Efectos del hábitat y de la denso-dependencia en la estrategia vital y dinámica poblacional del erizo <i>Paracentrotus lividus</i>	145
9.2.	Implicaciones de la dinámica espacial del erizo en la gestión de sus pesquerías	147
9.2.1.	Estructura espacial de la pesquería	147
9.2.2.	Escalas de gestión en la pesquería de erizo en Galicia	149

CONCLUSIONES.....	161
BIBLIOGRAFÍA.....	165
ANEXOS.....	207



Los equinoideos son recursos sedentarios costeros muy vulnerables a la actividad pesquera. Como prueba de ello, las capturas de equinoideos han disminuido drásticamente a nivel mundial y son varios los ejemplos de pesquerías colapsadas (Keesing & Hall 1998, Andrew *et al.* 2002, Micael *et al.* 2009). Esta situación ha promovido el desarrollo de dos líneas principales de investigación en estos recursos, y ambas requieren de un profundo conocimiento de la biología y dinámica poblacional de las especies. Una de las líneas está dirigida a la búsqueda de nuevas estrategias de manejo que garanticen la sostenibilidad de las pesquerías y al diseño de planes de recuperación para las poblaciones que ya han sido sobre-explotadas. La segunda línea de investigación, que ha cobrado importancia en las últimas décadas, está dirigida al desarrollo de técnicas de cultivo en equinoideos (Lesser & Walker 1998). Exceptuando Japón (Hagen 1996a), estas técnicas todavía se están probando a nivel de investigación, y no están suficientemente desarrolladas para ser aplicadas con fines comerciales (Kelly 2004). Además, los precios de mercado son generalmente bajos para estos recursos, y por tanto su cultivo no es una actividad económicamente rentable en muchos casos.

Ante esta situación, esta tesis trata de explicar la estrategia vital y la dinámica poblacional del erizo *Paracentrotus lividus*, con el fin de aportar herramientas necesarias para el desarrollo de planes de gestión eficientes que garanticen la sostenibilidad de las pesquerías.

A modo de contextualización, esta introducción general describe la importancia económica de los equinoideos en base a la evolución histórica de sus pesquerías y mercados a nivel mundial. La pesquería de Galicia y su sistema de gestión son descritos en mayor detalle al tratarse de nuestra zona de estudio. A continuación,

revisamos los conocimientos biológicos que existen en la actualidad sobre el equinoideo *P. lividus*, detectando también aquellos aspectos que requieren de un estudio científico más exhaustivo.

1.1. ESTADO DE LOS MERCADOS Y PESQUERÍAS DE EQUINOIDEOS A NIVEL MUNDIAL

Las gónadas de erizo, conocidas coloquialmente como *huevas* (*lenguas* en Latinoamérica o *roe* en los países anglosajones), tienen un alto valor culinario en muchas regiones del mundo, particularmente en el Norte de Asia (Japón y Corea), Oceanía (Polinesia y Nueva Zelanda), en países mediterráneos y en Chile (Williams 2002), donde su consumo alimentario se remonta a la antigüedad. Diversos escritos antiguos dejan constancia de ello, y por ejemplo, Aristóteles menciona la importancia de los erizos en la alimentación europea durante el s. IV a. C. (Allain 1972). Siglos más tarde, Ateneo relata en su obra *Deipnosophistas* (*Banquete de los eruditos*, s. II d. C.) un banquete que tuvo lugar en Roma, y donde los erizos de mar constituían uno de los platos principales. Similarmente, el consumo de erizos en Japón es una práctica habitual desde el s. IX (Lawrence 2007), cuando existían pequeñas pesquerías artesanales que abastecían el mercado local.

Japón es hoy en día el principal país consumidor de erizos, y aproximadamente 60000 t anuales de la producción mundial van destinadas al mercado japonés (Hagen 1996a). Además de las especies explotadas localmente (*Strongylocentrotus intermedius*, *Strongylocentrotus nudus*, *Hemicentrotus pulcherrimus*, *Pseudocentrotus depressus*, *Anthocardia crassispina* y *Tripneustes gratilla*), Japón importa erizo procedente de diversas regiones, principalmente EEUU (*Strongylocentrotus droebachiensis* y *Strongylocentrotus franciscanus*) y Chile (*Loxechinus albus*). La mayoría de las gónadas son importadas en fresco, aunque también es habitual la importación de gónadas congeladas, fermentadas, conservadas en salmuera o la comercialización de organismos enteros (Andrew *et al.* 2002).

El aumento que experimentó la población japonesa durante la década de 1970 y la creciente popularidad de los erizos en todo el país, dieron lugar a una fuerte demanda que excedía la capacidad de la pesquería nacional (Williams 2002). Surgieron entonces nuevas pesquerías comerciales por todo el mundo que intentan abastecer el

mercado japonés (Hagen 1996a). Éste es el caso, por ejemplo, de México o Corea del Sur (Botsford *et al.* 2004).

Esta expansión de las pesquerías comerciales se refleja en los datos de capturas proporcionados por la FAO (Fig. 1.1). Cabe resaltar que estos datos están probablemente subestimados, ya que la lista de países con producción de equinoideos es incompleta (Andrew *et al.* 2002). Además, el cómputo no incluye las capturas de equinodermos en las que no se especificaba el grupo taxonómico, y que por tanto podían tratarse de una combinación de asteroideos, holoturoideos y equinoideos.

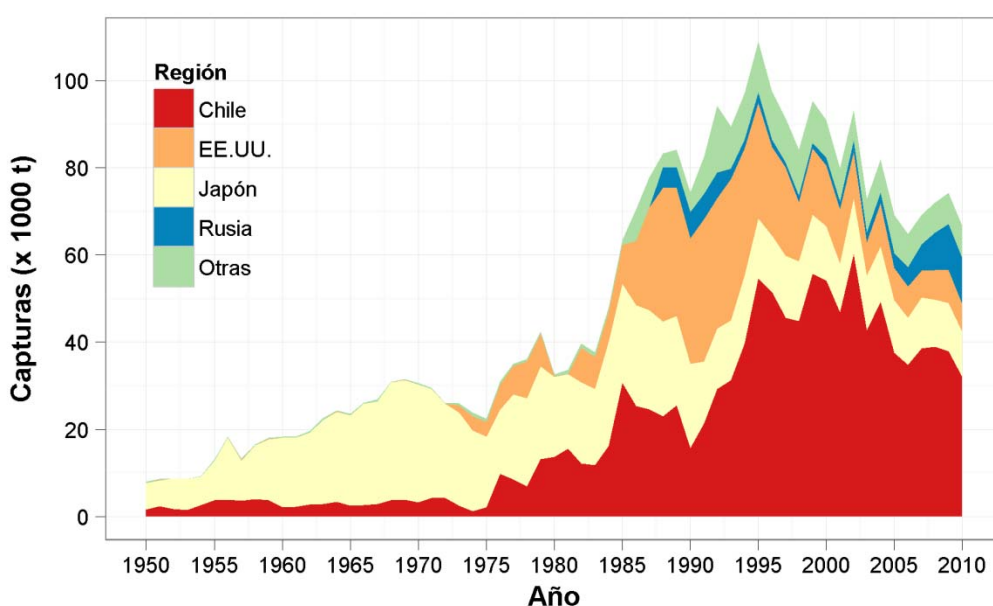


Fig. 1.1. Evolución de las capturas mundiales de equinoideos por países. Datos procedentes de FAO (2012) – FishStatJ.

La tendencia general presenta tres etapas bien diferenciadas:

- 1) 1950-1983: Las capturas de equinoideos aumentan progresivamente, desde 8015 t en 1950 hasta 37680 t en 1983. La mayor parte de las capturas proceden de la pesquería japonesa, seguida de la chilena.
- 2) 1984-1995: La creciente demanda por parte del mercado japonés dio lugar al desarrollo de nuevas pesquerías y a un aumento en la producción de las ya

existentes. Se origina por tanto un vertiginoso ascenso de las capturas mundiales, que alcanzan su máximo histórico en 1995, con 108969 t.

- 3) 1995-2010: Se produce un descenso progresivo en las cantidades desembarcadas, siendo en 2010 de 66670 t. Este declive es producido por el colapso de algunas pesquerías, pero también por el establecimiento de un sistema de gestión efectivo en otras, que trata de reajustar el esfuerzo de pesca y mantener las capturas a unos niveles sostenibles a largo plazo (Williams 2002). Actualmente Chile es el principal país productor de erizo (48% de las capturas de 2010), seguido de Rusia (16%) y Japón (15%).

1.1.1. Importancia económica de las pesquerías de erizo en el Atlántico oriental

Haciendo un desglose por océanos, se observa que las capturas procedentes del Atlántico son insignificantes en relación a las del Pacífico. Así, sólo el 6% de las capturas de 2010 provienen del Atlántico, y principalmente de su costa oeste (EEUU y Canadá). Estos datos deben ser interpretados con cautela, ya que muchos de los países europeos y africanos en los que existe una pesquería de erizos, como Italia (Allain 1972, Pais 2007), Portugal (Keesing & Hall 1998), Turquía (Le Direac'h *et al.* 1987), o Marruecos y Argelia (Allain 1972, Le Direac'h *et al.* 1987), no aparecen como países productores en el registro de la FAO (2012). Igualmente, los datos de España tampoco son correctos, puesto que los desembarcos que tuvieron lugar en Galicia fueron en ocasiones mayores que los que figuran para toda España, según el gobierno de la comunidad autónoma (Consellería do Medio Rural e do Mar de Galicia¹).

No obstante, tanto las revisiones realizadas anteriormente sobre el estado de las pesquerías (Andrew *et al.* 2002, Williams 2002) como el registro de la FAO (2012) coinciden en que Francia, Irlanda, Islandia y España son (o han sido en el pasado) los principales países productores de erizo en la costa atlántica oriental (Fig. 1.2).

La pesquería de Islandia tiene como especie objetivo *Strongylocentrotus droebachiensis*, y toda su producción está destinada al mercado de Japón. Presentó un rápido desarrollo a principios de los años 90, situándose su producción máxima en 1994, con 1409 t (FAO 2012). A partir de este momento las capturas comenzaron a

¹ www.pescadegalicia.com

descender drásticamente, supuestamente por una baja demanda y no por un agotamiento del recurso (Einnarson 1994, citado en Andrew *et al.* 2002).

Francia es el segundo mercado más importante de erizo, consolidándose en esta posición con un consumo medio anual de 1000 t de erizo (Hagen 1996a). La principal especie comercial en el mercado francés es *Paracentrotus lividus*, aunque también se comercializan otras especies europeas como *Psammechinus miliaris* y *Sphaerechinus granularis*. Tradicionalmente las gónadas son consumidas en fresco, y su aspecto poco apetecible durante la época reproductiva limita el mercado de estos recursos en Francia (Le Direac'h 1987).

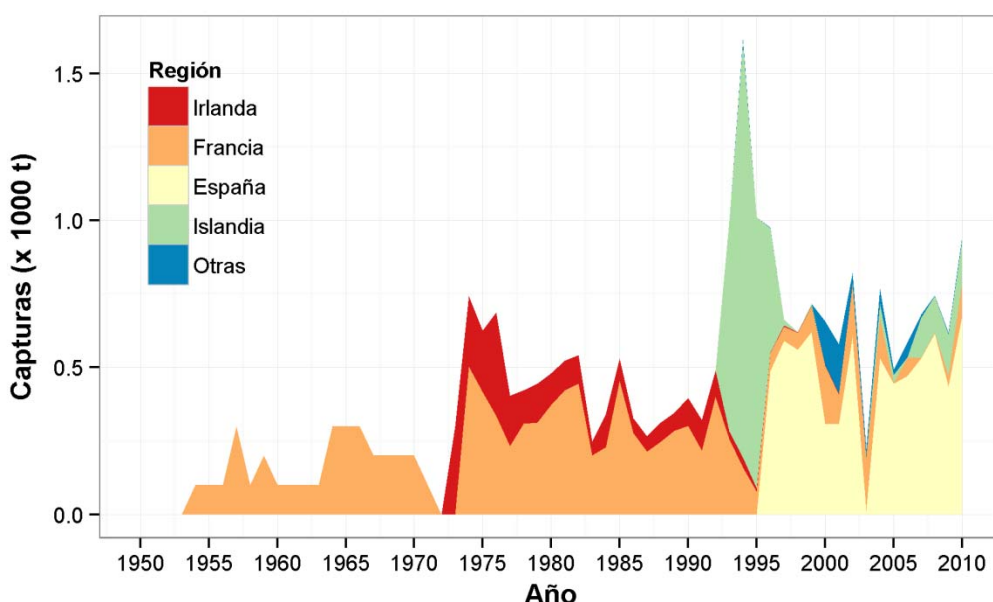


Fig. 1.2. Evolución de las capturas de equinoideos por países del Atlántico oriental. Datos procedentes de FAO (2012) – FishStatJ.

Debido al elevado prestigio del erizo en este país, la pesquería de equinoideos en Francia es una de las más antiguas y existen datos de capturas desde 1905 (Allain 1972). Su máxima producción tuvo lugar en 1945 (1131 t) y a partir de esta fecha las capturas desembarcadas han disminuido considerablemente, hasta el colapso de la pesquería bretona a principios de los 70 (Sloan 1985, Le Gall 1987). Las capturas en el Mediterráneo francés también han sufrido un descenso, y desde 1995 tan sólo se desembarcan una media de 99 t anuales (FAO 2012).

Consecuentemente, comienzan a cobrar importancia otras pesquerías europeas, como la irlandesa, cuya producción se destinaba principalmente al mercado francés. El desembarco máximo de esta pesquería fue de 350 t en 1976, aunque probablemente parte de las capturas reales no fueron registradas (Moylan 1997). La producción comenzó a disminuir desde este momento, y en 1995 sólo se desembarcaron 9.7 t (Moylan 1997, FAO 2012). La inexistencia de unas medidas reguladoras de la actividad durante los años que duró la pesquería condujo a una situación de sobrepesca (Moylan 1997), y a una disminución de las poblaciones de erizo en el sur de Irlanda (Byrne 1990, Moylan 1997, Barnes *et al.* 1999).

España es en la actualidad el principal productor de erizo de la Unión Europea. Según el registro de la FAO (2012), la pesquería en España comienza en 1996, coincidiendo con el declive de la pesquería francesa e irlandesa. Si bien es cierto que en la década de los 90 esta pesquería obtiene su mayor apogeo, hay constancia de que en ciertas regiones de Galicia ya se comercializaban erizos en los años 60 (Fernández-Boán *et al.* 2012). *P. lividus* es la especie objetivo de la pesquería española, aunque también se comercializa a pequeña escala *Arbacia lixula* y *Sphaerechinus granularis*.

1.1.2. Importancia económica de los equinoideos en España

Tanto la tradición en el consumo de erizo como el desarrollo de su pesquería es muy variable entre regiones. Asturias es con diferencia la comunidad española donde el erizo posee un mayor prestigio. Hasta hace tan sólo unas décadas era frecuente comprar y degustar los *oricios* en la calle, donde numerosas camionetas vendían este recurso a un precio económico, empleando una pala de obra para definir la unidad de venta. El consumo de erizo está asociado a un ambiente familiar, y todas las casas asturianas siguen organizando hoy en día comidas en las que se degustan dos productos típicos de su gastronomía: la sidra y los erizos. Ambos productos son indisolubles, por lo que en los ambientes sidreros también es habitual la degustación de este equinodermo, que generalmente se consume cocido o crudo. El óleo de Evaristo Valle, *Demetrio, el guapo, en la taberna*, trata de reflejar esta gran pasión gastronómica de los asturianos (Fig. 1.3).



Fig. 1.3. EVARISTO VALLE. "Demetrio, el guapo, en la taberna", h. 1949. Óleo s. lienzo. 88 x 98,6 cm. Colección Museo de Bellas Artes de Asturias.

El consumo de erizo en las demás regiones españolas es escaso y generalmente se limita a las zonas costeras. Éste es el caso de Galicia, Andalucía o Alicante (Urgorri *et al.* 1994). En Cataluña el erizo es consumido principalmente en Gerona, desde Blanes a Cabo Creus (Ballesteros & García Rubies 1987). El cineasta Buñuel dejó constancia de ello en su película muda *Menjant garotes* (Comiendo erizos). Este cortometraje doméstico, de 4 min de duración, fue rodado en 1930 en la costa catalana, con la familia Dalí como protagonista.

Resulta paradójico que a pesar del prestigio que tienen los erizos en Asturias, su pesca no está profesionalizada y gran parte del erizo explotado en esta costa procede de pescadores deportivos, quienes tienen autorización para recolectar 5 kg diarios en el intermareal. Esta situación también se produce en Cataluña y en la Comunidad Valenciana, aunque en la última década se ha desarrollado legislación específica para regular tanto la actividad profesional como la recreativa.

Debido a la pesca deportiva, los desembarcos en las lonjas asturianas no representan las capturas totales de la región (Tabla 1.1). Cabe destacar que en los últimos años se ha producido un aumento importante de las capturas comerciales, acompañado de un descenso en el precio medio del recurso.

Tabla 1.1. Evolución de los desembarcos de erizo en las lonjas asturianas, el precio medio de primera venta y los ingresos generados en lonja. Información obtenida del gobierno de Asturias².

Año	Desembarcos (t)	Importe (miles €)	Precio medio (€/kg)
2004	5.20	10.62	2.06
2005	4.53	14.00	3.09
2006	3.09	10.12	3.27
2007	5.08	17.68	3.48
2008	11.94	36.77	3.08
2009	10.91	38.80	3.56
2010	53.44	80.60	1.51
2011	72.56	103.36	1.42
2012	42.54	109.25	2.57

Todo el erizo extraído legalmente en la comunidad asturiana procede del intermareal. En cambio en Galicia, comunidad vecina, se explotan tanto las poblaciones intermareales como infralitorales. Además, en Galicia sólo está permitida la pesca profesional de erizo, convirtiéndose de este modo en la principal región española productora de este recurso.

1.1.3. La pesquería de erizo en Galicia

P. lividus es la única especie de equinoideo que se explota en Galicia con fines comerciales. La producción gallega está destinada principalmente al mercado asturiano, aunque una parte de las capturas es distribuida a Francia y a las industrias conserveras gallegas, que envasan las gónadas para venderlas como *delicatessen* en el mercado internacional.

Los desembarcos en las lonjas gallegas no muestran una tendencia temporal clara, y las capturas de los últimos 11 años se han mantenido más o menos estables, exceptuando los descensos puntuales de 2003 (causado por el hundimiento del *Prestige* y la marea negra asociada) y 2009 (Tabla 1.2). Aunque la evolución histórica de capturas no parece indicar una disminución del recurso, se han registrado cierres temporales de algunas pesquerías locales como consecuencia de una disminución de la biomasa explotable (Fernández-Boán *et al.* 2012).

² <http://tematico.asturias.es/dgpesca/>

Tabla 1.2. Evolución de los desembarcos de erizo en las lonjas gallegas, el precio medio de primera venta y los ingresos generados en lonja. Información obtenida del gobierno de Galicia.

Año	Desembarcos (t)	Importe (miles €)	Precio medio (€/kg)
2001	576.42	868.37	1.51
2002	615.76	983.79	1.60
2003	300.76	495.36	1.65
2004	758.04	1241.98	1.64
2005	764.89	1250.50	1.63
2006	737.81	1469.81	1.99
2007	701.78	1698.61	2.42
2008	747.95	1987.50	2.66
2009	432.52	1214.79	2.81
2010	629.90	1793.01	2.85
2011	659.20	1875.57	2.85
2012	700.35	2051.84	2.93

El precio medio del producto ha aumentado de forma progresiva, siendo en 2012 un 94% superior a 2001. Este incremento espectacular en los ingresos ha hecho que el equinodermo supere en volumen de negocio al percebe en algunas lonjas gallegas (González-Irusta 2009).

La flota gallega de erizo está compuesta en la actualidad por 174 embarcaciones con una eslora media de 5 m (Consellería do Medio Rural e do Mar de Galicia 2012). Se trata de embarcaciones artesanales que trabajan en aguas interiores y que generalmente constituyen una empresa familiar. Este tipo de flota tiene permiso para emplear hasta un máximo de 5 artes de pesca, que deben figurar en su permiso de explotación. En cualquier caso, no pueden emplear más de un arte al día y deben especificar previamente al órgano del gobierno competente en materia de pesca (AP a partir de ahora) el arte que van a utilizar.

La técnica de captura en el submareal ha evolucionado con el paso del tiempo. Tradicionalmente se realizaba desde una embarcación, empleando trueles y raños. Era frecuente la utilización de *mirafondos* o espejos, que facilitaban la localización del recurso y el manejo de los raños en el fondo marino (Fig. 1.4). Sin embargo, este método sólo permite acceder al recurso situado en zonas superficiales (aproximadamente 4 m de profundidad) y hoy en día está en desuso.

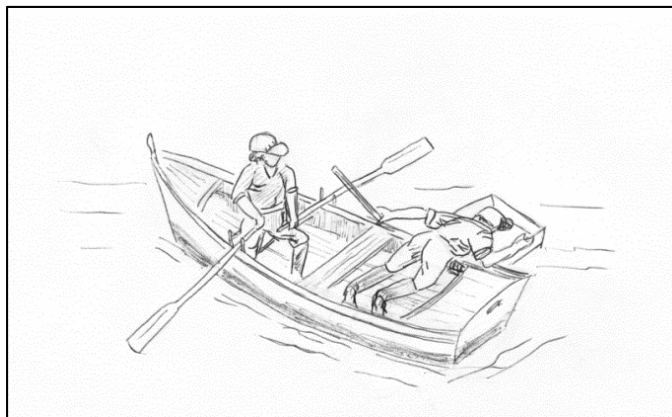


Fig.1.4. Ilustración de una embarcación tradicional gallega usando el espejo para la extracción de erizo.

Actualmente la técnica más extendida en la recolección de erizo requiere de buceo, ya sea a pulmón o semiautónomo. En este último caso (el más habitual) la embarcación debe de estar dotada de un compresor, que a través de una larga manguera suministra aire al buceador (Fig. 1.5). Los marineros deben de estar en posesión de la titulación pertinente y cumplir la normativa de seguridad de las actividades subacuáticas. Es por tanto necesario que al menos una persona permanezca en la embarcación, encargándose del manejo de la manguera y del compresor, así como de estibar las capturas en superficie. Para la recolección, los buceadores van provistos con una *saranda*, aparejo de mano que consta de un aro metálico y un saco de red. El aro presenta un par de asas metálicas que permiten el izado de las capturas a superficie una vez que la *saranda* está llena. El buceador puede emplear un gancho de tres púas para facilitar la extracción del erizo.

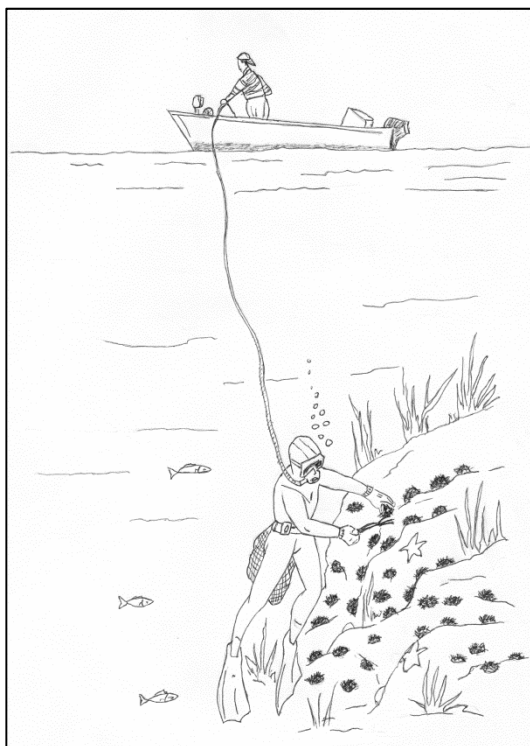


Fig. 1.5. Ilustración de un buceador recolectando erizo mediante buceo semiautónomo.

Aunque en menor medida, el erizo del intermareal también es explotado con fines comerciales en algunas regiones de Galicia. La explotación del recurso en la zona intermareal es manual, pudiendo emplearse diversos utensilios para facilitar la extracción, como espátulas o ganchos.

La AP cifra en 36 las localidades gallegas que explotan este recurso en 2012, de las cuales 28 emplean técnicas de buceo (el 100% practica buceo semiautónomo, aunque 5 localidades incluyen también la posibilidad de buceo en apnea), 4 extraen el recurso a pie y otras 4 localidades combinan las dos modalidades de extracción.

Gestión de la pesquería

A pesar de que las primeras capturas comerciales de erizo se produjeron en la década de los 60, la regulación de la pesquería no se inició hasta 1986. Fue entonces cuando el gobierno de Galicia, autoridad pesquera desde 1981, prohibió realizar más de una salida diaria por embarcación y legalizó la extracción de erizo mediante buceo. Se estima que sobre esta fecha se estableció también una cuota de capturas por embarcación de aproximadamente $600 \text{ kg} \cdot \text{día}^{-1}$ (Fernández-Boán *et al.* 2012).

El sistema de gestión se fue perfeccionando a lo largo de los años y en la actualidad las regulaciones son más restrictivas. Éstas incluyen un periodo de veda que abarca de mayo a septiembre y una limitación en el número máximo de días de pesca, una cuota diaria de capturas por embarcación (100 kg por tripulante a bordo, hasta un máximo de 300 kg por embarcación), un horario de trabajo (de 9 a 15 h), un tamaño mínimo comercial (55 mm de diámetro sin púas) y una limitación batimétrica de la zona de extracción (pesca permitida a profundidades menores de 12 m).

Sin embargo, uno de los principales cambios en la regulación pesquera se introdujo en 1993, con la implementación de un sistema de cogestión para ciertos recursos bentónicos, denominados recursos específicos, entre los que se encuentra el erizo. La costa gallega fue dividida en distintos territorios que fueron asignados a las cofradías de acuerdo con el área de pesca que habían explotado históricamente. Además, se limitó el acceso a la pesquería a un número determinado de embarcaciones mediante un sistema de licencias.

El tamaño de los territorios es variable, y cofradías próximas pueden compartir la misma área de explotación. En el caso del erizo, existen 20 territorios de pesca (15 en

el infralitoral y 5 en el intermareal) que están siendo explotados en 2012 por 36 cofradías de pescadores.

La gestión de cada territorio es realizada de forma conjunta por la AP y las cofradías de pescadores, de manera que en los casos en que el territorio es compartido, las cofradías implicadas se ven obligadas a cooperar. Éstas deben diseñar anualmente un plan de gestión para su área de explotación, que será evaluado posteriormente por la AP. El plan de explotación debe incluir un seguimiento de la campaña de pesca anterior y una evaluación del estado del recurso; un plan de explotación y comercialización para el próximo año, indicando el número de días de trabajo, las cuotas, zonas de venta, artes de pesca a emplear, etc.; y un plan financiero, en el que se expongan las fuentes de ingreso y de gasto (ver Molares & Freire 2003 para más detalle).

Debido al desconocimiento científico sobre el estado de los stocks locales, los planes de explotación se elaboran utilizando exclusivamente el conocimiento tradicional que tienen los propios pescadores como consecuencia de su experiencia individual y del historial de explotación. Estos planes son modificados en función de los resultados obtenidos en campañas previas y de información sobre los éxitos o fracasos obtenidos por otras cofradías, lo que hace que en la práctica se aproxime a un sistema de gestión adaptativo informal. Los objetivos socio-económicos juegan un papel fundamental en el diseño de la gestión, al mismo nivel o incluso priorizados sobre los objetivos biológicos.

Hasta el momento no se han realizado evaluaciones científicas de este recurso, de manera que la administración no cuenta con herramientas adecuadas que le permitan valorar el riesgo de sobre-explotación y, en general, los planes propuestos suelen ser aprobados siempre que cumplan unos requisitos mínimos.

1.2. ESTRUCTURA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES DE EQUINOIDEOS

La estructura espacial de las poblaciones de *P. lividus*, y de los equinoideos en general, está determinada por los procesos oceanográficos que actúan en la dispersión larvaria, la selección del hábitat para el asentamiento, la mortalidad temprana de los reclutas y los patrones de movimiento y migración de las fases post-metamórficas bentónicas. Mientras que la dispersión larvaria en equinoideos puede

producirse a una escala de 100s o 1000 km (Grantham *et al.* 2003), los demás procesos son locales y pueden sufrir variaciones a una escala de 10s de m. Ambas escalas dan lugar a una estructura espacial compleja que recibe en ocasiones el nombre de metapoblación, y que es común a otros organismos bentónicos (Corgos 2004, Kritzer & Sale 2006).

El término de metapoblación fue introducido por Levins (1969, 1970) para definir un sistema formado por poblaciones locales que ocupan espacios discretos y que poseen una dinámica propia. Este modelo asume que las poblaciones son panmícticas, que todas tienen igual tamaño y grado de aislamiento, y que las tasas de migración entre poblaciones son bajas, dando lugar a una dinámica metapoblacional lenta en comparación con la local (Hanski & Simberloff 1997, Sale *et al.* 2006). Según el modelo descrito por Levins, todas las poblaciones tienen una probabilidad alta de extinción, y la especie persiste a una escala regional (o metapoblacional), como un balance entre los procesos locales de extinción y recolonización de hábitats (Hanski 1999).

Pocos sistemas en la naturaleza cumplen todas las premisas del modelo de Levins, y con el paso del tiempo surgen nuevas definiciones más flexibles que tratan de adaptar el concepto a las situaciones reales (Harrison 1991, Hanski 1999). En cualquier caso, todas las definiciones coinciden en que los procesos biológicos y ecológicos en estos sistemas ocurren a una doble escala, local (población) y regional (metapoblación), y que esta estructura tiene grandes consecuencias en la dinámica poblacional, en la estructura genética y en la evolución de las poblaciones (Hanski 1999, Kritzer & Sale 2004).

La organización espacial de los equinoideos no se ajusta a la metapoblación clásica de Levins, ya que la probabilidad de extinción de las poblaciones locales es prácticamente inexistente en ausencia de pesca (Morgan & Shepherd 2006). El concepto de metapoblación es aplicado aquí a un sistema formado por poblaciones locales que tienen su propia dinámica interna y que están conectadas con por un flujo larvario. Este flujo no es tan bajo como para hacer insignificante la conectividad demográfica entre poblaciones, ni tan alto que elimine la dinámica interna de las poblaciones locales (Hastings & Harrison 1994, Hanski 1999, Kritzer & Sale 2004, Morgan & Shepherd 2006).

1.3. BIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DEL ERIZO *PARACENTROTUS LIVIDUS* (LAMARCK, 1816)

P. lividus es un equinoideo perteneciente a la familia Echinidae. Su rango de distribución comprende el mar Mediterráneo, mar Adriático y las costas atlánticas orientales, desde el SW de Irlanda hasta Marruecos, incluyendo también las Islas Canarias y las Azores (Boudouresque & Verlaque 2007).

Sus hábitats preferentes son los sustratos rocosos y las praderas de fanerógamas, principalmente las de *Zostera marina* y *Posidonia oceánica*, siendo menos abundante en las de *Cymodocea nodosa* (Boudouresque & Verlaque 2007). Su presencia en sustratos arenosos es circunstancial, y generalmente aparecen próximos a alguna roca aislada.

Abundan desde la zona superficial hasta los 30 m de profundidad, y se ha descrito su presencia a profundidades de 80 m (Tortonese 1965, Fenaux 1968), e incluso de 150 m en Galicia (Besteiro & Urgorri 1988). En cualquier caso, su abundancia es superior en la zona más somera (Urgorri *et al.* 1994, Benedetti-Cecchi *et al.* 1998, Lecchini *et al.* 2002, Tuya *et al.* 2007), llegando a alcanzar densidades poblacionales de 300 ind·m⁻² en las charcas de marea que se forman en el intermareal (Crapp & Willis 1975). En este hábitat los erizos son de menor tamaño que en el infralitoral, y en raras ocasiones superan los 50 mm de diámetro (Haya de la Sierra 1990, Lustres 2001).

Esta especie puede adaptar su estrategia vital a diferentes condiciones ambientales, y ocupar de este modo una gran variedad de hábitats (Fernandez & Boudouresque 1997, Gago *et al.* 2003, Leoni *et al.* 2003). En zonas con un fuerte hidrodinamismo, como sucede con frecuencia en el intermareal, los erizos horadan el sustrato con su aparato masticador, creando unas cavidades donde se protegen del oleaje y los depredadores (Chelazzi *et al.* 1997, Verling *et al.* 2005, Tuya *et al.* 2007). Esta actividad, unida a la gran capacidad adhesiva de sus pies ambulacrales y a su comportamiento gregario, les permite colonizar los hábitats costeros más batidos, desplazando a otras especies de erizo menos resistentes (Tuya *et al.* 2007).

Los análisis de los contenidos intestinales indican que *P. lividus* es herbívoro, aunque de forma accidental puede ingerir pequeños invertebrados (Niell & Pastor 1973). Se alimenta raspando con sus dientes la superficie del sustrato sobre el que vive, y su

dieta varía en función de la vegetación disponible en el hábitat (Verlaque & Nédélec 1983). Las algas consumidas con mayor frecuencia son *Cystoseira* spp., *Padina pavonica*, *Fucus serratus* o *Rissoella verruculosa* (Boudouresque & Verlaque 2007). De forma similar, en el trabajo realizado por Niell & Pastor (1973) en el intermareal de Galicia, destacan las algas *Lytrophyllum incrustans*, *Cystoseira granulata*, *Osmundea pinnatifida*, *Ulva lactuca* y *Enteromorpha* spp. como su alimento principal.

P. lividus juega un papel fundamental en la organización de las comunidades bentónicas (Verlaque 1987, Palacín *et al.* 1998, Barnes *et al.* 2002). Densidades poblacionales de 7 a 20 ind·m⁻² pueden eliminar poblaciones enteras de algas, y generar así campos dominados por algas coralinas (Verlaque 1984, 1987). Estos campos pueden mantenerse durante periodos de tiempo largos, incluso a bajas densidades de erizos, ya que el alga coralina reduce el asentamiento de posibles competidores o depredadores de *P. lividus* (Bulleri *et al.* 2002).

Entre sus principales depredadores se incluyen algunos peces, como *Diplodus* spp., *Labrus merula* y *Coris julis*; las estrellas de mar *Marthasterias glacialis* y *Asterias rubens*; y una gran variedad de crustáceos, como *Maja crispata*, *Maja brachydactyla*, *Carcinus maenas*, *Cancer pagurus* y *Necora puber* (Niell & Pastor 1973, Sala 1997, Barnes & Crook 2001a, Guidetti 2004, Hereu *et al.* 2005, Bonaviri *et al.* 2012).

Con frecuencia exhibe desplazamientos a pequeña escala entre las zonas superiores e inferiores de las rocas, buscando alimento o protección de los depredadores (Barnes & Crook 2001b). Al igual que en otros equinoideos, su actividad es principalmente nocturna (Kempf 1962, Sheperd & Boudouresque 1979, Hereu 2005), y la distancia diaria recorrida varía entre 5 cm y 2 m (Shepherd & Boudouresque 1979, Fenaux *et al.* 1987, Hereu 2005). También se han sugerido desplazamientos a una mayor escala. De este modo, Fernandez *et al.* (2001), describieron una migración ontogénica de *P. lividus* desde las zonas someras de reclutamiento hacia las áreas de crecimiento, donde la disponibilidad de alimento era mayor.

Muchos estudios se han ocupado de estudiar el crecimiento de *P. lividus* en cautividad, con el fin de determinar las condiciones ambientales y nutricionales idóneas para el cultivo de la especie (Fernandez & Pergent 1998, Spirlet *et al.* 2000, Grosjean 2001). Las tasas de crecimiento obtenidas en medio natural son muy dispares entre hábitats,

y un individuo puede tardar entre 4 y 12 años en alcanzar los 5 cm de diámetro (ver revisión de Boudouresque & Verlaque 2007).

Puesto que el interés comercial de los erizos se limita a sus gónadas, el ciclo reproductivo de la especie ha sido objeto de numerosos estudios, tanto en el Mediterráneo como en el Atlántico. En la mayoría de los casos se ha constatado una puesta anual a finales de primavera (Haya 1990, Lustres 2001, Garmendia *et al.* 2010, Arafa *et al.* 2012), aunque diversos estudios realizados en el Mediterráneo han registrado una segunda puesta en otoño (Fenaux 1968, Régis 1979, Semroud & Kada 1987).

Se trata de una especie dioica que no presenta dimorfismo sexual. Cada hembra libera entre 100.000 y 20 millones de óvulos al agua (Lustres 2001), y después de que se produzca la fecundación en este medio se forma una larva planctotrófica conocida como equinopluteus. Dicha larva es pelágica y nadadora, y tiene una serie de brazos ciliados (cuatro, seis u ocho, dependiendo del estado de desarrollo) que aumentan su flotabilidad (Grosjean 2001). Se alimenta del fitoplancton durante aproximadamente un mes (Pedrotti 1993), momento en el que migra al fondo y da lugar a un juvenil bentónico de 0.3 mm de diámetro (Tomas *et al.* 2004, Hereu *et al.* 2004).

El asentamiento de erizos en el bentos es un proceso importante que incide en la abundancia y dinámica de la población. Al igual que la distribución de larvas, este proceso no presenta homogeneidad espacial, ya que depende de las corrientes de agua, la agregación larvaria, o la selección del sustrato (Tomas *et al.* 2004). También se han detectado grandes variaciones interanuales (Sala *et al.* 1998, Hereu *et al.* 2004), con episodios de excepcional abundancia y años sin reclutamiento aparente. San Martín (1995) argumenta que las zonas de reclutamiento de *P. lividus* están situadas entre 1 y 10 m de profundidad, presentan un sustrato horizontal o con una leve inclinación, y una alta diversidad algal.

A raíz de la información expuesta, podemos concluir que existe una buena base de conocimiento biológico sobre *P. lividus*. Sin embargo, no se conoce en detalle los mecanismos que producen variaciones espaciales en la estrategia vital del erizo a nivel poblacional. Esta información permitiría comprender la estructura y dinámica poblacional de la especie, factor clave en el desarrollo de estrategias de gestión eficientes.

Específicamente en Galicia, el conocimiento científico sobre la biología del erizo es escaso y fragmentario. La mayoría de los estudios realizados en esta zona se centran en la evolución temporal del índice gonadal (Catoira 1988, Catoira 1991, Urgorri *et al.* 1994, Catoira 1995, Gabín *et al.* 1998, Lustres 2001), aunque también se han realizado algunos trabajos sobre la abundancia y densidad poblacional (Catoira 1991, Urgorri *et al.* 1994, Lustres 2001), alimentación (Niell & Pastor 1973), y se ha analizado la composición bioquímica de las gónadas (Montero-Torreiro & García-Martínez 2003) y las relaciones biométricas corporales (Catoira 1988, Lustres 2001). También se han publicado diversos artículos de carácter divulgativo (Catoira & Míguez 1988, Gabín & Lorenzo de Dios 1993, Catoira 1999).

1.4. OBJETIVOS DE LA TESIS

Esta tesis trata de ampliar el conocimiento actual sobre la estrategia vital y dinámica poblacional del erizo de mar *P. lividus*, con el fin de aportar la información biológica necesaria para gestionar en un futuro este recurso pesquero de forma eficiente.

La tesis hace especial hincapié en aquellos aspectos biológicos que no han sido estudiados hasta el momento en detalle. Concretamente, el trabajo se centra en identificar los factores que causan variabilidad espacial en la reproducción, crecimiento, reclutamiento y la estructura poblacional del erizo (esto es, la composición de tallas y densidades) en dos localidades gallegas.

La hipótesis inicial es que a esta escala de estudio (la población) los factores que potencialmente pueden afectar a la estrategia vital del erizo y a su dinámica poblacional son la profundidad y la presencia o ausencia de agregaciones. El comportamiento gregario de los erizos ha sido asociado a un mecanismo de defensa contra el oleaje y los depredadores (Pearse & Arch 1969, Freeman 2003, Vega-Suárez & Romero-Kutzner 2011), y frecuentemente exhiben este comportamiento en zonas con alta disponibilidad de alimento (Vadas *et al.* 1986, Unger & Lott 1994, Alvarado 2008). Estas circunstancias generan un hábitat particular en el interior de las agregaciones que podría mejorar la eficacia biológica (*fitness*) de los individuos en relación a los erizos que viven dispersos. Como hipótesis alternativa, la alta densidad poblacional en las agregaciones podría generar competencia intraespecífica, influyendo en este caso de forma negativa en la *fitness* de los erizos. Por su parte, la profundidad crea un gradiente en muchas variables ambientales que pueden incidir en la estructura y dinámica de las comunidades bentónicas (Garrabou *et al.* 2002).

Para alcanzar el objetivo general de la tesis, hemos abordado los siguientes objetivos específicos:

1. Estudio de la reproducción (Capítulos 3, 4 y 5)

- Sintetizar la información disponible sobre la reproducción de *P. lividus* en todo su rango geográfico de distribución, identificando patrones temporales y espaciales a gran escala en el proceso reproductivo.
- Desarrollar un índice gonadal que sea fácil de estimar e interpretar, y que no esté sesgado por un posible crecimiento alométrico de la gónada. Este índice permitirá comparar muestras recolectadas en distintas áreas o épocas del año y que estén compuestas por individuos de distinto tamaño.
- Determinar los factores que influyen en la reproducción de *P. lividus* a nivel local, cuantificando la variabilidad espacial que presenta la talla de madurez sexual y el ciclo reproductivo en las poblaciones de erizo.

2. Estudio del crecimiento (Capítulos 6 y 7)

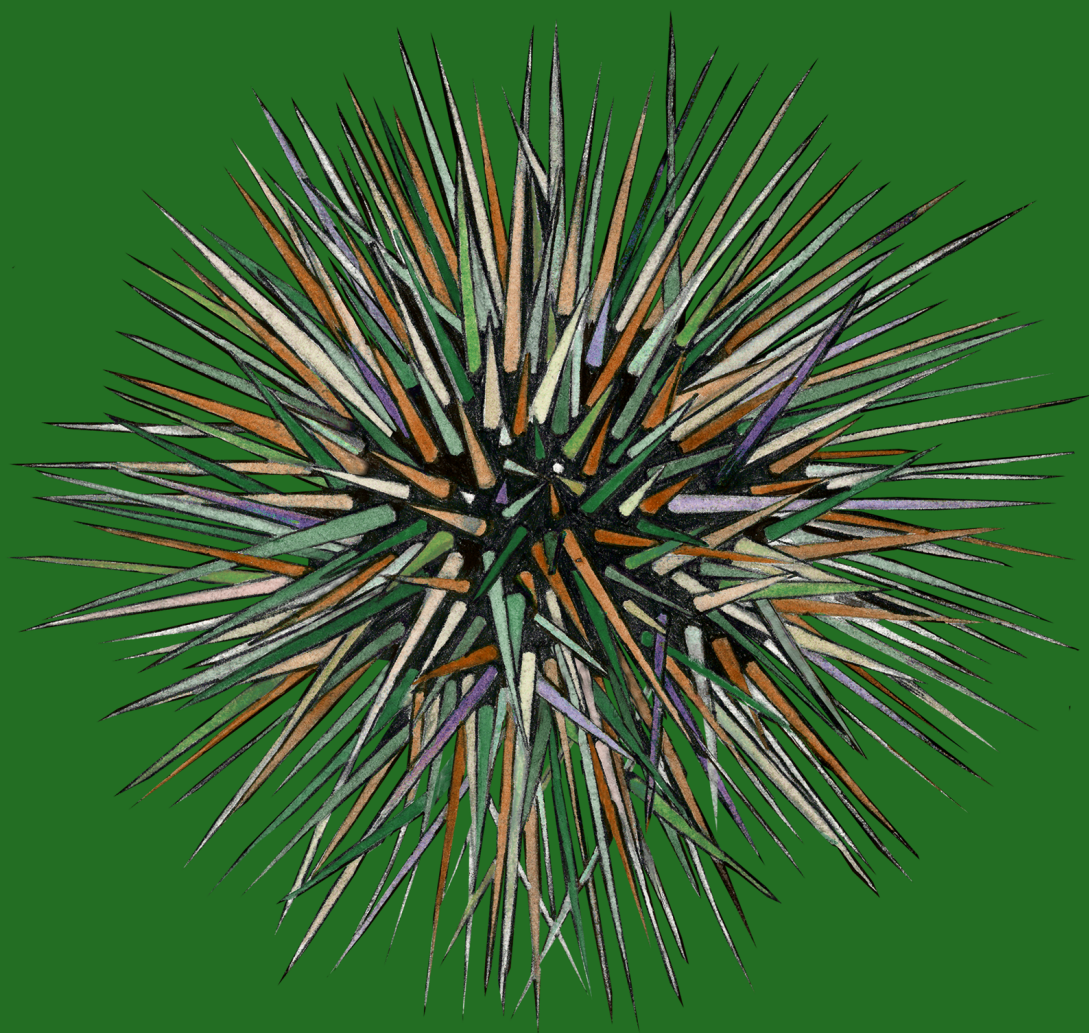
- Resumir las metodologías que se utilizan frecuentemente para estudiar el crecimiento en equinoideos, así como los modelos matemáticos que se emplean para representarlo.
- Validar la lectura de anillos de crecimiento como método exacto para determinar la edad en *P. lividus*.
- Modelar matemáticamente el crecimiento de *P. lividus* y cuantificar su variación espacial en la población, atendiendo a la profundidad y al tipo de distribución espacial (agregada o dispersa).

3. Estudio del reclutamiento y de la estructura poblacional (Capítulo 8)

- Describir la estructura de tallas y densidades poblacionales del erizo, analizando la influencia de la profundidad y la presencia de agregaciones.
- Analizar la denso-dependencia y la variación espacial del reclutamiento en las poblaciones de erizo, entendiendo el reclutamiento como la fracción de la población con menos de 1 año de edad.

Finalmente, los resultados obtenidos en cada capítulo fueron discutidos conjuntamente para aportar una comprensión global de la estrategia vital y dinámica poblacional de *P. lividus*. Asimismo, se discute el sistema de gestión actual de las pesquerías de erizo en Galicia, y se proponen nuevas estrategias de gestión en base a los resultados obtenidos.

Los capítulos de esta tesis han sido escritos como artículos independientes y pueden leerse de forma individual. Por esta razón, parte del contenido de la introducción y metodología puede repetirse en los distintos capítulos.



2.1. ÁREA DE ESTUDIO

Galicia es una de las regiones europeas con mayor dependencia socio-económica de la pesca, no sólo debido a la elevada producción y al alto nivel de empleo que sostiene; sino también por la relación que mantiene con otros sectores de la economía local (Losada 2000, Cambiè *et al.* 2012). Como consecuencia de ello, sus 2272 km de línea de costa (Casal *et al.* 2010) acogen un alto número de asentamientos humanos directamente relacionados con el mar (Freire & García-Allut 2000).

La gran riqueza biológica de la costa gallega está relacionada con el afloramiento de una masa de agua fría y rica en nutrientes que se produce frecuentemente de abril a septiembre, debido a la predominancia de los vientos del Norte y de un transporte de Ekman hacia océano abierto (Fraga 1981, Rey Salgado 1993, Varela *et al.* 2005, Iglesias *et al.* 2008, Gómez-Gesteira *et al.* 2011).

Añadido a este afloramiento en la plataforma gallega, las rías (valles fluviales anegados por el mar) reciben un aporte extra de nutrientes del continente a través de los ríos (Nonn 1966, Evans & Prego 2003, Méndez & Vilas 2005). Estas características oceanográficas y geomorfológicas de la costa son las responsables de una alta productividad primaria, que puede alcanzar valores anuales de $250 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ en algunas regiones (Prego *et al.* 1999), y que contribuyen a una producción pesquera y marisquera muy importante.

El estudio fue llevado a cabo en Lira y Porto do Son, en la costa central de Galicia. Porto do Son se sitúa en el margen sur de la entrada de la Ría de Muros e Noia (Fig. 2.1), la ría más norteña de las Rías Baixas. Esta ría cubre una extensión de 125 km^2 y

su volumen medio es de 2060 hm^3 . Su eje principal mide en torno a 13 km en dirección NE-SW, y la profundidad aumenta desde menos de 10 m en la zona interna hasta los 45 m en la zona central externa de la Ría (Prego *et al.* 1999, Carballo *et al.* 2009). El aporte de agua continental procede principalmente del río Tambre, cuyo flujo medio anual es de $53 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. El río Tines tiene un flujo de $0.61 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ y su influencia es sólo perceptible en las inmediaciones de su desembocadura (Iglesias *et al.* 2008, Iglesias & Carballo 2009).

Al igual que la mayoría de las rías gallegas, la Ría de Muros e Noia se comporta como un estuario con mezcla parcial y una circulación residual positiva, con una entrada de agua oceánica por la capa más profunda y una salida hacia el océano por superficie (Souto *et al.* 2003).

Nuestra segunda zona de estudio, Lira, es una localidad situada en el sur del seno de Corcubión (Fig. 2.2). Se trata de una bahía de 90 km^2 , con una longitud máxima de 8 km perpendicular a la línea de costa y una profundidad que varía entre 50 y 30 m en la zona externa e interna, respectivamente (Prego *et al.* 2008). El aporte fluvial procede del Río Xallas, aunque su caudal es escaso debido a la construcción de varias presas. Por todo ello, el Seno de Corcubión tiene una mayor influencia oceánica que las rías vecinas. Además, está situada al SE de Cabo Fisterra, zona de máxima intensidad de afloramiento en Galicia, y zona de transición entre las Rías Baixas y las Rías Altas (Fraga 1981, Sánchez Carnero *et al.* 2011).

Tanto Lira como Porto do Son presentan una gran exposición al oleaje. Las olas superaron los 2 m de altura en el 57% de los casos durante 2011 y el oleaje predominante procedió del W y NW (88.5 % del tiempo. Fuente: Ministerio de Fomento,

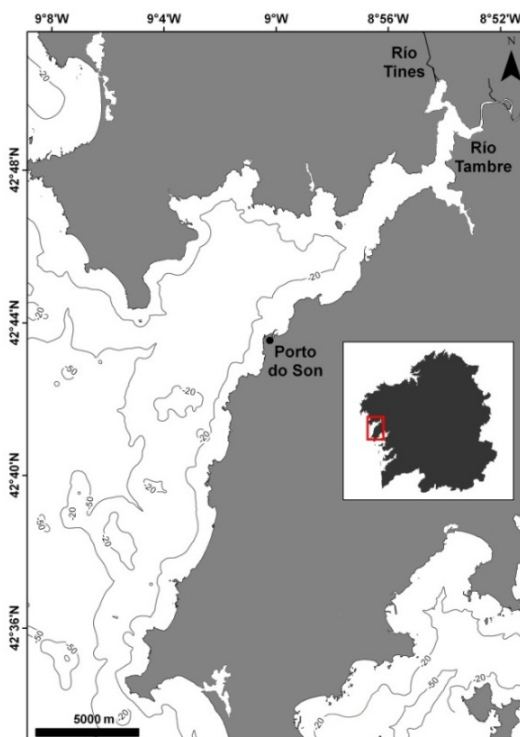


Fig. 2.1. Situación de la Ría de Muros e Noia y la localidad de Porto do Son en Galicia.

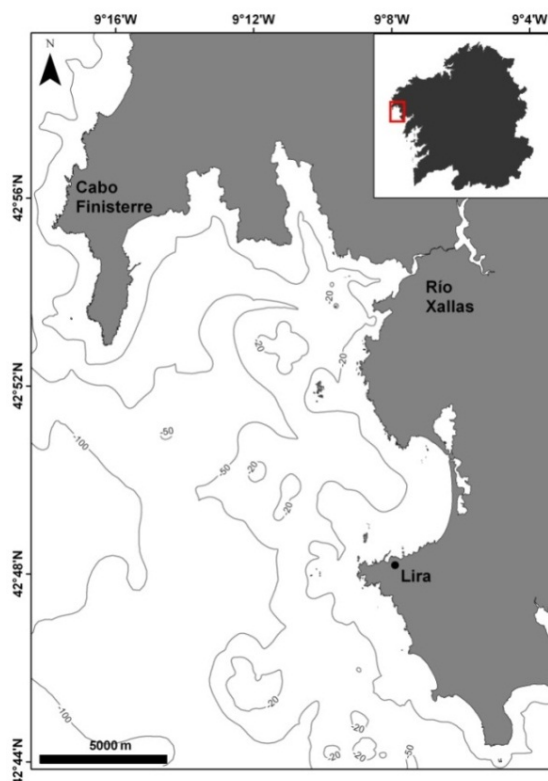


Fig. 2.2. Situación del seno de Corcubión y la localidad de Lira en Galicia.

Puertos del Estado³). Ambas localidades poseen grandes extensiones de sustratos rocosos intermareales e infralitorales con elevada influencia oceánica. Este hábitat es típicamente colonizado por el equinoideo *P. lividus*, el cual es objeto de pesca en las dos zonas.

En 2012 se desembarcaron en Lira 49.8 t de erizo, que supusieron el 49.3% de los desembarcos en la lonja. La extracción de erizo comenzó a finales de los 90 en esta localidad y en la actualidad 13 barcos procedentes de Lira, Fisterra y Corcubión explotan los 6 bancos de pesca que hay en el Seno de Corcubión.

El erizo constituyó en Porto do Son el 23.7% de las capturas oficiales en 2012 (11.5 t de erizo desembarcadas), y fue extraído en tan sólo 21 días y con una cuota de capturas menor a otras zonas gallegas ($180 \text{ kg} \cdot \text{embarcación}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$). Esta restricción en la cuota fue una medida adoptada por el propio sector cuando apreciaron una reducción del recurso. La explotación del erizo con fines comerciales comenzó en esta localidad a principios de la década de los 90 y actualmente 8 barcos (6 procedentes de Porto do Son) tienen permiso para explotar este recurso durante la campaña de pesca en la Ría de Muros e Noia.

2.2. ESTRATEGIA DE MUESTREO

Se establecieron dos estaciones de muestreo en cada localidad de estudio, Lira y Porto do Son. Las áreas seleccionadas fueron aquéllas que presentaban las características más adecuadas para poder cumplir con los objetivos de este trabajo. Para ello se valoró que el erizo estuviese presente a diferentes profundidades y

³ <http://www.puertos.es>

densidades poblacionales, factores que serían posteriormente estudiados; que existiese un nivel mínimo de abundancia del recurso para poder prolongar el trabajo de campo durante dos años; y que las condiciones hidrodinámicas del área fuesen lo suficiente moderadas como para permitir realizar los muestreos durante los meses de invierno. Teniendo esto en cuenta, se seleccionaron las estaciones de Son y Queiruga en Porto do Son y de Ardeleiro y Os Forcados en Lira (Fig. 2.3).

El hábitat en el que se encuentran los erizos fue similar en las cuatro estaciones de muestreo. Son zonas rocosas donde alternan rocas planas de gran tamaño con paredes verticales de diversa orientación. La cobertura algal es abundante, principalmente en las zonas someras y durante los meses de primavera y verano. En la zona intermareal son frecuentes tanto las macroalgas pardas (*Fucus vesiculosus*, *Fucus tomentosum*), como las rojas (*Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus*) y las verdes (*Ulva* spp. o *Himanthalia elongata*). También están representadas algas calcáreas como *Lithophyllum incrustans* y *Corallina* spp. Las algas pardas son las más abundantes en el infralitoral somero, y especies como *Saccorhiza polyschides*, *Cystoseira baccata* o *Laminaria* spp. pueden llegar a formar grandes mantos. *Halidrys siliquosa*, *Codium* spp., *Desmarestia* spp., el alga invasora *Sargassum muticum* y el alga roja *Asparagopsis armata* también son muy frecuentes, mientras que las algas verdes son prácticamente inexistentes en estos hábitats (Veiga Villar 1999, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002, Casal *et al.* 2011).

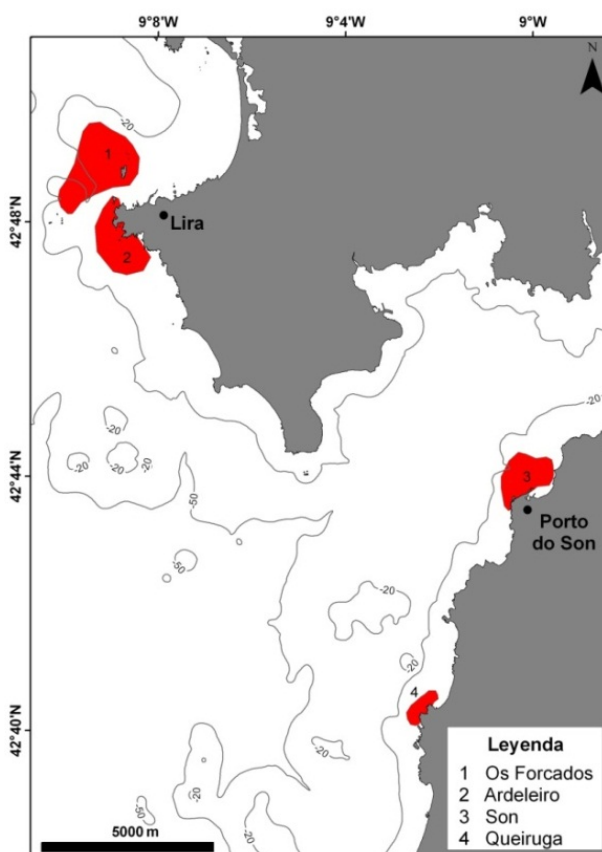


Fig. 2.3. Localización de las estaciones de muestreo en Lira y Porto do Son.

En cada estación se definieron tres puntos de muestreo, ubicados a 4, 8 y 12 m de profundidad, y dentro de cada uno se muestrearon los dos tipos de distribución que presentaba el erizo: agregada y dispersa (Fig. 2.4). Ambos tipos de distribución fueron identificados de forma cualitativa mediante estimas visuales de densidad de erizo, y posteriormente se testó si la clasificación se correspondía con zonas de alta y baja densidad, respectivamente (Capítulo 8). De este modo, cada banco fue muestreado en 6 hábitats diferentes, resultantes de la combinación de las variables profundidad y tipo de densidad. En el banco de Queiruga no se identificaron agregaciones de erizo en el rango batimétrico estudiado (sólo 3 hábitats muestreados), posiblemente como consecuencia de la pesca. Asimismo, el banco de Son sólo presentaba erizo a 4 m de profundidad y en los dos tipos de distribución (2 hábitats muestreados). En la Fig. 2.5 se muestra un esquema de las zonas muestreadas en cada banco.

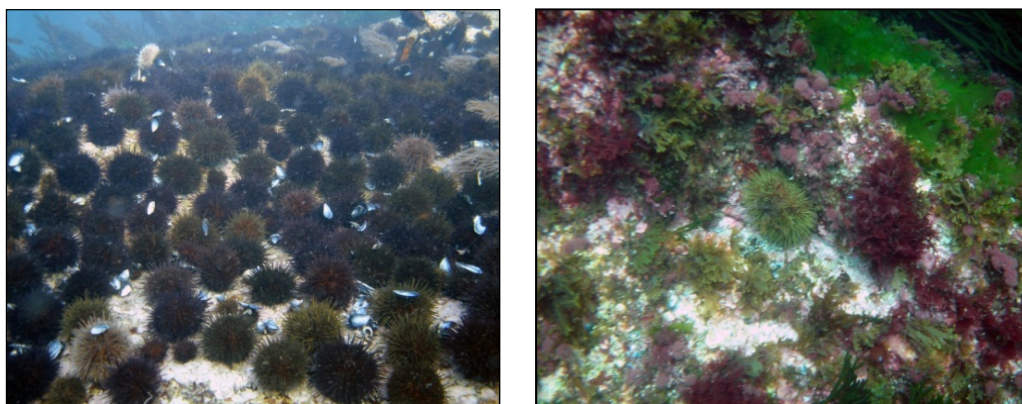


Fig. 2.4. Distribución del erizo *P. lividus*. A) Zona de alta densidad poblacional; B) Zona de baja densidad poblacional.

Siguiendo nuestras indicaciones, un recolector de erizo profesional recogió las muestras mensualmente, desde junio de 2006 a mayo de 2008. El buceador fue siempre el mismo en cada localidad para evitar sesgos muestrales, y se intentó que las zonas de alta y baja densidad estuviesen próximas, para reducir el número de veces que el buceador llevaba a cabo la maniobra de ascenso y descenso.

Mediante un cuadrado metálico de 50 x 50 cm se recogieron los erizos situados en la parte central de 3 agregaciones en cada profundidad. Se consideró que los individuos estaban incluidos en el cuadrado cuando éstos tenían más del 50% de su cuerpo proyectado dentro. Todo este proceso se realizó cuidadosamente, con el fin de no perder los juveniles que podría contener la muestra (Fig. 2.6).

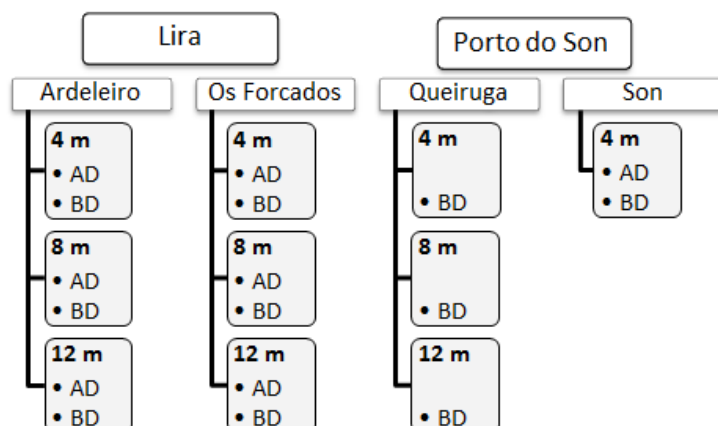


Fig. 2.5. Esquema de los puntos de muestreo de cada localidad. AD: alta densidad, BD: baja densidad.



Fig. 2.6. Esquema del muestreo realizado en zonas de alta densidad de erizo.

En zonas de baja densidad se utilizó un cabo de 3 m que llevaba en uno de sus extremos un plomo (Fig. 2.7). Utilizando el extremo plomado como centro, se describió un círculo de 3 m de radio y se recogieron los erizos incluidos en el mismo. Al igual que en las zonas de agregación, se obtuvieron 3 réplicas a cada profundidad mediante esta operación. En los casos en que el número de erizos extraídos era muy bajo, se recolectaron adicionalmente individuos situados en zonas de baja densidad, hasta completar un total de 50 por profundidad.

Cada réplica se guardó individualmente en bolsas previamente etiquetadas y se trasladaron al laboratorio en neveras, donde fueron procesadas.

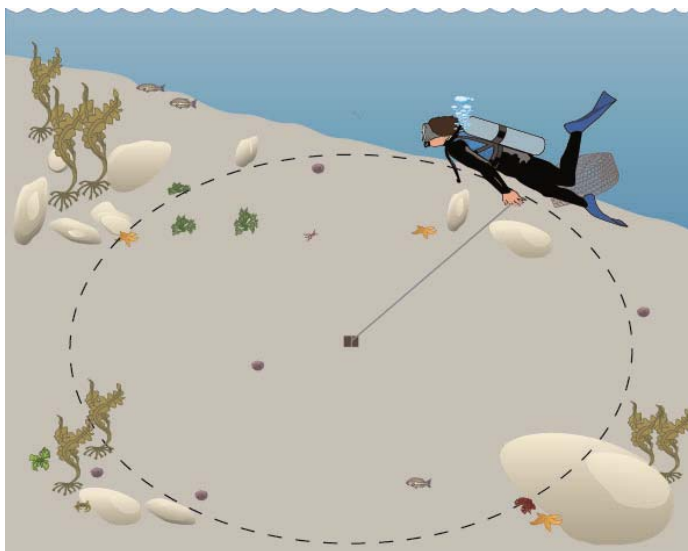
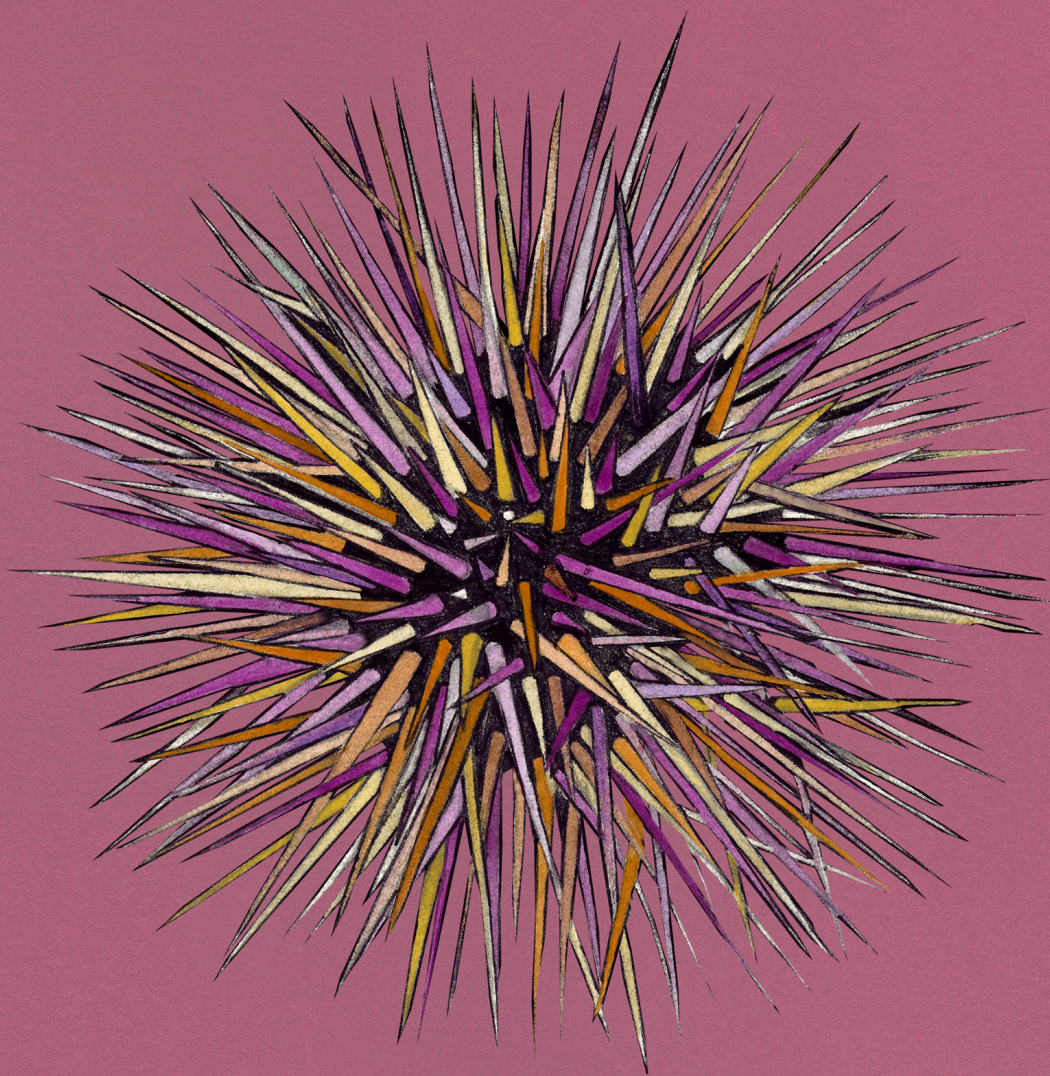


Fig. 2.7. Esquema del muestreo realizado en zonas de baja densidad de erizo.



Patrones geográficos, poblacionales y estacionales en los parámetros reproductivos del erizo de mar *Paracentrotus lividus*

RESUMEN

Se identificaron los patrones espaciales y temporales que experimenta el proceso reproductivo de *Paracentrotus lividus* mediante la síntesis estadística de 52 publicaciones que aportaban información sobre el tamaño gonadal y la época de puesta. Según nuestros resultados, las poblaciones atlánticas tienen una única puesta en primavera y desarrollan gónadas de gran tamaño ($6.4 \pm 0.2\%$ de peso fresco corporal, media \pm SE), que incrementan su peso hacia latitudes altas. En cambio, las gónadas en el Mediterráneo son más pequeñas ($3.1 \pm 0.1\%$), posiblemente como resultado de puestas sucesivas que impiden una acumulación prolongada de nutrientes en las gónadas. También se observaron diferencias entre hábitats: la producción gonadal fue mayor en praderas de fanerógamas en el Mediterráneo y en sustratos rocosos infralitorales rocosos en el Atlántico. La disponibilidad de alimento puede ser la causa de estas variaciones, así como de la correlación negativa que se observó entre el índice gonadal y la profundidad en sustratos rocosos. El sexo y el tamaño corporal no parecen influir de forma significativa en el tamaño de la gónada.

Palabras clave: *Paracentrotus lividus* · Índice gonadal · Ciclo reproductivo · Hábitat · Atlántico · Mediterráneo · Patrones espaciales · Síntesis estadística

*Este capítulo está basado en el artículo: Ouréns R, Fernández L, Freire J (2011) Geographic, population, and seasonal patterns in the reproductive parameters of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. Mar Biol 158: 793–804

3.1. INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de equinoideos sufren unas tasas de explotación crecientes debido a la alta demanda comercial, y ya son varios los ejemplos de pesquerías colapsadas (Le Gall 1987, Direac'h 1987; Barnes *et al.* 1999; Williams 2002, Andrew *et al.* 2002). Este hecho se ve agravado por una serie de factores que aumentan la capturabilidad de los equinoideos, como el sedentarismo y su comportamiento gregario. Puesto que las pesquerías de erizo están dirigidas a la extracción y comercialización de las gónadas, conocer la dinámica reproductiva de los equinoideos tiene una doble finalidad. Por un lado, permite obtener información de importancia para la gestión pesquera, como la época de puesta o la talla de madurez sexual. Por otro lado, permite además determinar la época óptima de explotación y la productividad potencial de la pesquería.

Paracentrotus lividus es el principal equinoideo explotado en Europa y ha sido objeto de estudio de numerosos trabajos a pequeña escala que revelan una gran variabilidad en su estrategia vital (Régis 1979, Lozano *et al.* 1995, Fernandez & Boudouresque 1997, Sánchez-España *et al.* 2004). Boudouresque & Verlaque (2007) realizaron una extensa revisión sobre la biología y ecología de esta especie, en la cual incluyen un resumen de sus principales características reproductivas. Sin embargo muchos autores opinan que los análisis cuantitativos son más ventajosos que las síntesis narrativas tradicionales (Gurevitch & Hedges 1993, Adams *et al.* 1997, Hughes *et al.* 2002) porque permiten comparar y combinar los resultados de estudios independientes para determinar patrones generales, así como ampliar la escala de estudio y mostrar fenómenos regionales o globales (Adams *et al.* 1997, Hughes *et al.* 2002).

El objetivo de este estudio fue realizar una síntesis estadística de la información existente sobre la reproducción de *P. lividus* a lo largo de su rango geográfico, con el fin de identificar patrones espaciales y temporales en la reproducción e identificar la variabilidad causada por las condiciones ambientales y demográficas. Esta información podría ser útil en el futuro para hacer estimaciones preliminares de los patrones reproductivos en áreas donde no se dispone de información. Para ello se ha realizado una compilación de los estudios que integran información sobre la talla de madurez y el ciclo reproductivo de *P. lividus* (época y frecuencia de puesta y estacionalidad de la producción gonadal), registrando también los parámetros demográficos y las características ambientales de las zonas de estudio.

3.2. METODOLOGÍA

La búsqueda de información se inició con una revisión bibliográfica en las bases de datos ASFA (*Aquatic Sciences & Fisheries Abstracts*) y *Biological Abstracts*, que abarcó desde 1990 hasta 2010, empleando palabras clave relacionadas con la biología y ecología de *P. lividus*, y más concretamente con su reproducción. En una segunda fase, se consultó la bibliografía citada en los artículos identificados y se accedió a aquellas citas que pudieran aportar información complementaria.

Se identificaron un total de 52 publicaciones (artículos, tesis y diversos tipos de informes) que aportaban información sobre la reproducción de esta especie en medio natural, de los cuales 38 identificaban la época de puesta mediante diversas metodologías, y 39 presentaban valores estacionales de índices gonadales. 25 estudios habían sido realizados en el Mediterráneo, y 29 de ellos en la costa atlántica, todos en diferentes áreas y condiciones ambientales.

3.2.1. Índice gonadal

Los índices gonadales (IGs), que estiman la proporción de peso o volumen corporal correspondiente a la gónada, son parámetros muy utilizados para describir la evolución estacional del ciclo reproductivo. En las publicaciones consultadas se emplearon hasta 7 estimadores diferentes, por lo que fue necesario transformarlos a una única expresión matemática para poder compararlos (Anexo 1). Hemos seleccionado como indicador reproductivo el índice gonadal que representa el porcentaje del peso fresco de la gónada respecto al peso fresco total del individuo. Esta expresión, a pesar de que se ve afectada por la cantidad de líquido celomático y el contenido en agua de los tejidos, es la más frecuente en la bibliografía (empleada en 24 de 39 estudios) y se correlaciona bien con los otros índices empleados en la literatura. Además, su estimación es sencilla y es una medida directa del rendimiento gonadal comercial que se podría obtener en la pesquería.

Una publicación puede contener información de varios estudios, si consideramos cada estación de muestreo, sexo o tamaño corporal como un estudio independiente. Los datos analizados fueron finalmente basados en 142 estudios de campo, los cuales incluían 68 estudios en el Mediterráneo y 74 en el Atlántico (Fig. 3.1). En cada caso se

tuvieron en cuenta los siguientes factores bióticos y abióticos cuando éstos estaban disponibles (ver Anexo 2 para una información detallada de cada estudio):

- Área geográfica: la Fig. 3.1 recoge las distintas zonas geográficas consideradas en esta síntesis. Los estudios llevados a cabo en la costa cantábrica de Galicia fueron incluidos en la región denominada *Cantábrico*, junto con los estudios realizados en Asturias y el País Vasco. Asimismo, la región denominada *Galicia* sólo incluye los estudios de la costa atlántica gallega.
- Hábitat: fue clasificado en charcas del intermareal (sólo en el Atlántico), sustrato rocoso infralitoral y praderas de fanerógamas (sólo en el Mediterráneo).
- Profundidad: 18 de los estudios realizados en el infralitoral aportaban información sobre la profundidad de estudio con una precisión superior a 5 m. En estos casos la profundidad media osciló entre 1 y 15 m.
- Tamaño corporal (diámetro del caparazón sin espinas): la mayoría de los trabajos especifican el rango de tallas analizado, pero descartamos aquellos estudios donde la clase de tallas era mayor a 10 mm. Este parámetro fue analizado en 13 publicaciones en los que el tamaño corporal variaba entre 30 y 85 mm.
- Sexo: 8 publicaciones diferenciaron el IG obtenido para los machos y para las hembras.
- Densidad poblacional: 9 publicaciones aportaban información al respecto, y ésta varió entre 1 y 1045 ind·m⁻².

Tan sólo 9 de las publicaciones consultadas presentaban los IGs en tablas, mostrándose de forma gráfica en los demás casos. Para obtener los valores representados gráficamente fue necesario digitalizar las figuras para, a continuación, extraer los datos originales mediante el software Macromedia Fireworks MX. Aunque este procedimiento puede introducir ciertos errores en los datos estimados, la variabilidad entre sitios y condiciones ambientales (objetivo del estudio) es mucho mayor que la que se pueda introducir por el procedimiento de digitalización e

interpolación de los datos. En el Anexo 2 se relacionan los artículos que no se incorporaron a nuestro análisis, bien por cuestiones técnicas (IGs no transformables a la expresión matemática seleccionada o gráficos con mala resolución) o porque su información estaba ya recogida en una publicación previa.

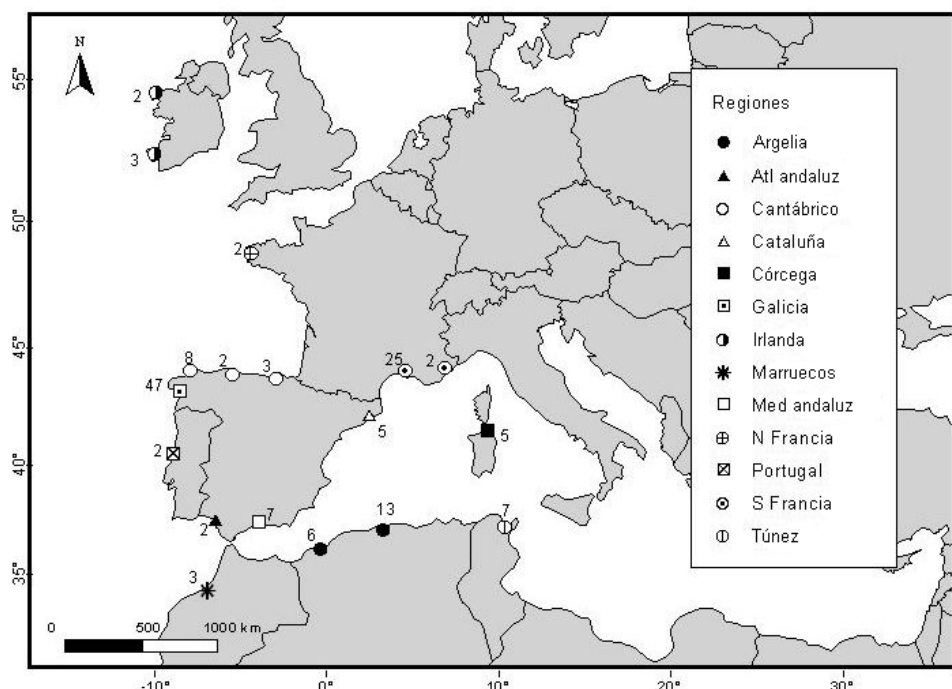


Fig. 3.1. Áreas geográficas con información sobre el índice gonadal (IG) de *P. lividus*. Se muestra el número de estudios de cada región considerados en esta síntesis.

Análisis estadístico

La relación entre el IG y el tamaño corporal fue primeramente analizada para eliminar el efecto de los individuos inmaduros. Los erizos más pequeños de 30 mm tenían IGs muy próximos a 0 durante los meses previos a la puesta, mientras que erizos de 30 y 35 mm alcanzaron un IG de 4.3 ± 0.5 (media \pm SE) % en abril (Fig. 3.2). Por tanto, asumimos que los erizos son maduros sexualmente con tamaños superiores a 30 mm y excluimos de los análisis los individuos con un tamaño inferior. Aunque Martínez *et al.* (2003) y Sánchez-España *et al.* (2004) emplearon individuos de 20-70 mm, decidimos considerar estos estudios a nuestra revisión porque eran los únicos datos disponibles de Andalucía. Gago *et al.* (2003) obtuvieron IGs considerablemente altos, pero fueron descartados de esta síntesis porque incluían individuos de tan sólo 12 mm.

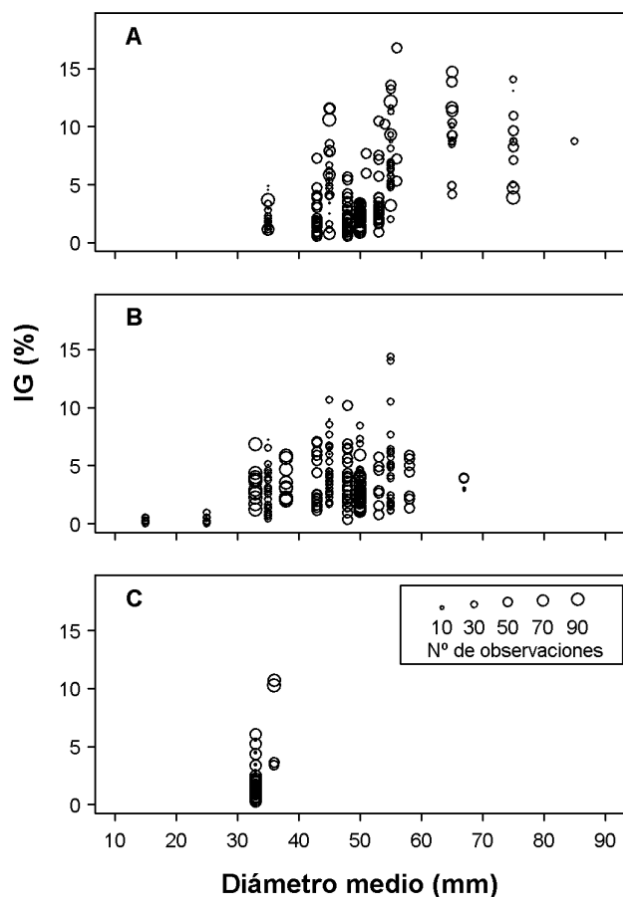


Fig. 3.2. Relación entre el índice gonadal (IG) y el tamaño corporal de *P. lividus* en cada hábitat. El tamaño de los círculos hace referencia al número de observaciones.

La información aportada en cada estudio era tan sólo parcial y en raras ocasiones incluía datos de todas las variables consideradas. Por esta razón el efecto de las variables independientes fue evaluado en análisis individuales, y en algunos casos se excluyó parte de los datos disponibles con el fin de evitar el uso de modelos no balanceados.

Usamos modelos aditivos generalizados (GAM, ver Wood 2006) para evaluar el efecto de las variables ambientales y biológicas en el IG, ponderando cada estudio con el número de individuos que analizaron. Todos los modelos incluyeron el área geográfica y el mes de muestreo, así como las interacciones de segundo grado entre las variables independientes. Las variables continuas *Profundidad* y *Tamaño corporal* fueron incorporadas al modelo correspondiente como variables lineales. La variable continua

Mes fue modelada mediante un suavizador de regresión cúbica (cr en el programa R) para permitir una relación no paramétrica con el IG.

Debido a la escasez de datos, el GAM no explicaba de forma realista la variabilidad temporal del IG en muchos análisis. En estos casos el criterio de Akaike (AIC, Akaike 1974) recomendaba utilizar un modelo más simple, y por tanto aplicamos un GLM considerando la variable *Mes* como categórica. La Tabla 3.1 resume los modelos empleados y los niveles considerados de las variables.

En todos los modelos asumimos una estructura de error gamma y una función *link* identidad. Las asunciones de normalidad y homocedasticidad de los datos fueron comprobadas mediante representaciones gráficas de los residuos. El Anexo 3 incluye los resultados de los modelos ajustados.

Finalmente, debido a la escasez de datos, no fue posible evaluar el efecto de la densidad poblacional en el IG en ninguno de los hábitats, ni tampoco el efecto del tamaño corporal sobre el IG en las charcas intermareales.

3.2.2. Época y frecuencia de puesta

Se identificó el periodo de desove atendiendo a la frecuencia de estudios que registraban puesta para cada mes. Los criterios que emplearon las publicaciones revisadas para determinar el periodo de puesta fueron variaciones mensuales en el IG y/o estudios histológicos de los órganos reproductores. Como en la sección anterior, una publicación puede contener varios estudios si se especifica la época de puesta para cada estación de muestreo. En el Anexo 4 se relacionan las publicaciones que aportan alguna información sobre la época y frecuencia de puesta en esta especie, así como el área geográfica donde tuvo lugar el estudio y el criterio utilizado para determinar el período de desove.

Tabla 3.1. Modelos ajustados para evaluar el efecto de las variables explicativas sobre el índice gonadal (IG) de *P. lividus*. Se especifican los datos empleados en cada caso, así como el valor del criterio de Akaike (AIC) y la deviance del modelo. La notación de los modelos sigue la nomenclatura de R, donde * simboliza los efectos principales de las variables y su interacción, y la función s define el suavizado para cada nivel del factor indicado con by. IR: Infralitoral rocoso, CH: Charcas intermareales, PF: Praderas de fanerógamas, M: Machos, H: Hembras.

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	Región	Mes	Hábitat	Prof	Sexo	Tamaño corporal
Hábitat									
IG~ s(mes, by=hábitat) + hábitat + región	1283	66236.8	38.2%	Galicia, Irlanda	Ene-Dic	CH, IR			
IG~ mes * hábitat + región	70682	5241.7	27.5%	Argelia, S Francia, Túnez	Ene-Dic	IR, PF			
Región y Estacionalidad									
IG~ región * mes	54004	2457.5	72.1%	Argelia, Atlántico andaluz, Mediterráneo andaluz, Cataluña, Galicia, Irlanda, S Francia, Túnez	Ene-Dic	IR			
IG~ región * mes	42310	2561.0	36.5%	Argelia, Córcega, S Francia, Túnez	Ene-Dic	PF			
IG~ región * mes	37981	1832.2	62.0%	Cantábrico, Galicia, Irlanda, Marruecos, N Francia	Ene-Dic	CH			
Profundidad									
IG~ región * mes + región * profundidad	34242	1705.0	69.2%	Argelia, Galicia, S Francia	Ene-Dic	IR	1-14 m		
IG~ región * mes + región * profundidad	24831	1694.8	26.7%	Argelia, S Francia	Ene-Dic	PF	1.2-15 m		
Sexo									
IG ~ mes * región + mes * hábitat + mes * sexo + sexo * hábitat	27022	791.6	82.3%	Atlántico andaluz, Mediterráneo andaluz, Cantábrico, Cataluña, Galicia, S Francia, Túnez	Todos, excepto Sep y Oct	CH, IR, PF		M,H	
Tamaño corporal									
IG~ región * mes + región * talla	14957	546.1	81.5%	Argelia, Galicia, S Francia	Todos, excepto Sep	IR			35-85 mm
IG~ región * mes + región * talla	21835	1432.5	24.9%	Argelia, S Francia	Ene-Dic	PF			33-58 mm

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Producción gonadal

El hábitat produce grandes variaciones en el tamaño gonadal de *P. lividus* (Fig. 3.3). Así, la producción gonadal de los erizos del intermareal fue menor que la de los individuos localizados en el infralitoral atlántico ($p < 0.01$, Anexo 3), con medias de 7.0 ± 0.6 y $7.9 \pm 0.6\%$, respectivamente. En comparación, los IGs de las poblaciones mediterráneas fueron bajos, situándose la media anual en $3.5 \pm 0.4\%$ en las praderas de fanerógamas y en $2.7 \pm 0.3\%$ en los sustratos rocosos infralitorales.

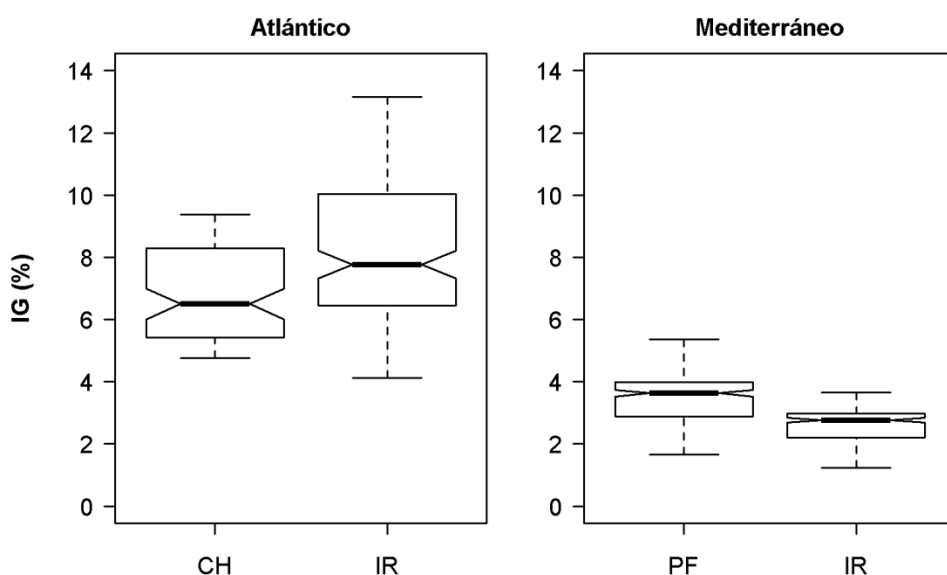


Fig. 3.3. Índice gonadal (IG) de *P. lividus* en cada hábitat y cuenca oceánica. CH: Charcas del intermareal, IR: Infralitoral rocoso, PF: praderas de fanerógamas. Se muestra la mediana (línea horizontal), los percentiles 25 y 75 (extremo inferior y superior de las cajas) y 1.5 veces el rango intercuartil (líneas discontinuas) predichos por los modelos estadísticos. Las muescas alrededor de las medianas son una medida intuitiva de las diferencias entre valores. De este modo, si las muescas de dos cajas no se solapan es probable que existan diferencias significativas entre ambas medianas (McGill *et al.* 1978).

El IG en las regiones atlánticas exhibió un gradiente latitudinal, incrementando hacia el norte tanto en las poblaciones intermareales como en las submareales. En el infralitoral rocoso, único hábitat presente en las dos cuencas oceánicas, el IG osciló entre valores medios anuales de $9.9 \pm 3.4\%$ en Irlanda y $2.1 \pm 0.3\%$ en Túnez (Fig. 3.4), y sólo las poblaciones atlánticas mostraron IGs superiores a la media ($4.6 \pm 0.9\%$). La temperatura superficial del mar (SST) siguió un patrón contrario al IG (Fig. 3.4),

disminuyendo hacia latitudes altas. La SST en el Mediterráneo superó los 20° C durante el verano, y fue 1 o 2° C más elevada que en las regiones atlánticas situadas a una latitud similar.

Las variaciones regionales del IG en las praderas de fanerógamas fueron menores que en los demás hábitats y oscilaron entre $6.0 \pm 4.9\%$ (Córcega) y $2.6 \pm 0.5\%$ (Túnez).

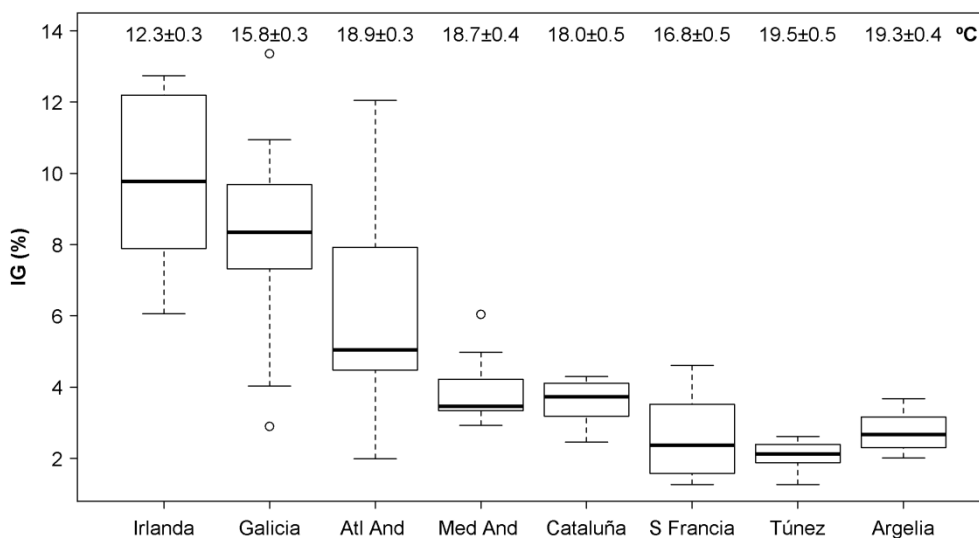


Fig. 3.4. Índice gonadal (IG) de *P. lividus* que predicen los modelos estadísticos para las poblaciones del infralitoral rocoso en las distintas regiones. *Atl And* y *Med And* representan el Atlántico y Mediterráneo andaluz, respectivamente. Se muestra la mediana (línea horizontal), los percentiles 25 y 75 (extremo inferior y superior de las cajas) y 1.5 veces el rango intercuartil (líneas discontinuas). Los valores extremos situados a una mayor distancia son representados individualmente. La temperatura superficial del agua (media anual y error estándar) para cada región se obtuvo de la NASA (National Aeronautics and Space Administration) para el periodo de 1995-1999. Los datos proceden del satélite NOAA y fueron obtenidos semanalmente con el sensor AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer), con una resolución espacial de 18 km.

Las poblaciones atlánticas de erizo presentaron un ciclo anual del IG bien definido, con un rápido ascenso durante marzo ($p = 0.03$) y abril ($p = 0.01$) y un descenso durante el verano (Fig. 3.5) en el infralitoral. El patrón temporal del IG en el intermareal fue similar, y el IG permaneció alto hasta junio en la región cantábrica ($9.0 \pm 2.0\%$) y en Galicia ($6.8 \pm 2.7\%$), pero disminuyó ya en mayo en la costa marroquí ($2.5 \pm 0.5\%$).

En cambio, el patrón temporal del IG en los dos hábitats estudiados del Mediterráneo no mostró máximos y mínimos claros, y aunque se produjeron diferencias entre

regiones, la estabilidad del IG hace difícil determinar el ciclo reproductivo en estas áreas (Fig. 3.5).

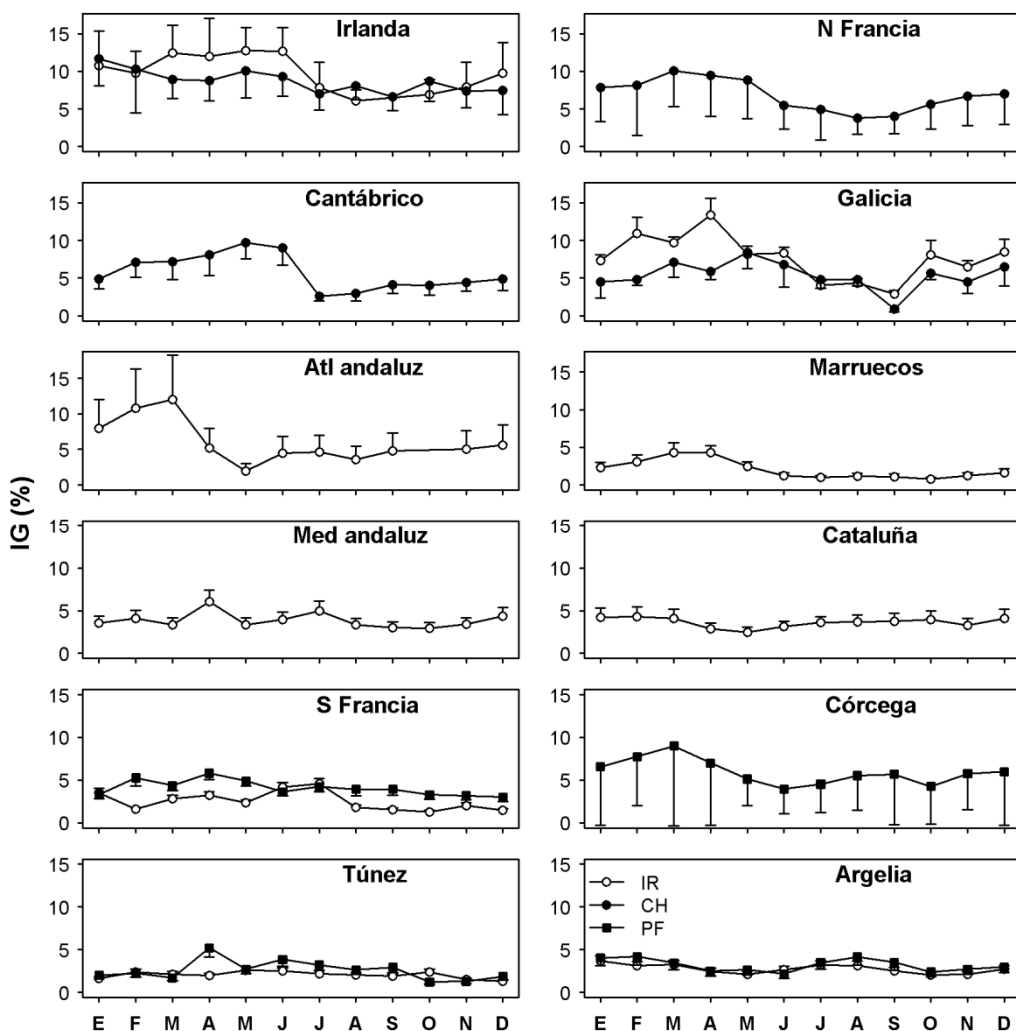


Fig. 3.5. Media y error estándar del índice gonadal mensual (IG) de *P. lividus* para cada región y hábitat según los modelos. IR: Infralitoral rocoso, CH: Charcas intermareales, PF: Praderas de fanerógamas. Atl andaluz y Med andaluz representan el Atlántico y Mediterráneo andaluz, respectivamente.

Los modelos ajustados mostraron 2 máximos anuales en el IG durante el inicio de la primavera y el verano en el Mediterráneo andaluz y en Cataluña en sustratos rocosos. En cambio, otras regiones mediterráneas sólo presentaron un máximo en primavera, aunque en ninguna de las regiones el IG disminuyó de forma tan abrupta como en las poblaciones atlánticas durante el verano. En las praderas fanerógamas de Córcega hay quizá también dos máximos anuales, pero la poca información disponible produjo

unos errores estándar muy elevados que hacen imposible identificar variaciones estacionales con exactitud. El ciclo temporal del IG no varió entre hábitats de una misma región, y sólo las poblaciones del S de Francia localizadas en sustratos rocosos mostraron un retraso en su tamaño gonadal máximo (julio, $4.6 \pm 0.6\%$) en relación a sus congéneres situados en praderas de fanerógamas (abril, $5.8 \pm 0.7\%$).

Se observó una correlación inversa entre la profundidad y el IG en los sustratos rocosos, y el IG disminuyó de media 0.2% por metro de profundidad ($p < 0.01$). La profundidad también tuvo un efecto negativo en las praderas fanerógamas de Argelia ($p < 0.01$).

Según los datos disponibles, el sexo no afectó al tamaño de las gónadas en ninguno de los hábitats estudiados ($p = 0.85$). En cambio, el tamaño corporal tuvo un efecto positivo en el IG de las poblaciones de Argelia localizadas en sustratos rocosos ($p < 0.01$).

3.3.2. Época y frecuencia de puesta

Más del 70% de los trabajos realizados en el Atlántico identificaron el período de puesta entre los meses de mayo y junio, mientras que para las poblaciones del Mediterráneo se registraron dos períodos de puesta: de abril a junio y de septiembre a noviembre (Fig. 3.6).

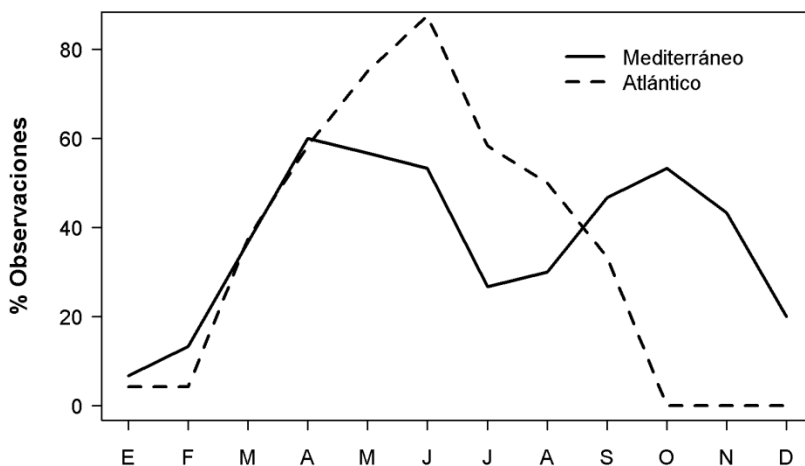


Fig. 3.6. Porcentaje de estudios que registraron episodios de puesta para cada mes en el Atlántico ($n = 25$) y el Mediterráneo ($n = 18$).

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. Talla de madurez sexual

Los datos disponibles sobre la talla de primera madurez sexual de *P. lividus* presentan una variación de hasta 2 cm entre áreas geográficas. De este modo, los erizos en Asturias (Haya de la Sierra 1990) son sexualmente activos a partir de 20 mm, y en Andalucía (Martínez *et al.* 2003, Sánchez *et al.* 2004) en el rango de 21 a 30 mm. En Argelia, erizos con diámetros entre 11 y 30 mm participan en la reproducción a pesar de su bajo IG (Semroud & Kada 1987), mientras que en Córcega los erizos de 20 a 25 mm alcanzaron un IG medio de 4.1% (Fernandez & Boudouresque 2000).

Lozano *et al.* (1995) estimaron que el 50% de los individuos localizados en una zona somera con poca disponibilidad de alimento y parámetros ambientales (temperatura, salinidad, turbidez y contenidos inorgánicos) muy fluctuantes debido a la proximidad de un río, participaban en la reproducción cuando alcanzaban los 20-30 mm. Mientras, en una zona protegida y con abundante alimento los individuos no maduraban hasta los 30-40 o 40-50 mm. Estas diferencias observadas entre hábitats y regiones podrían explicarse por variaciones en la energía invertida en reproducción, o también por diferentes tasas de crecimiento, de manera que los individuos tienen igual edad pero diferente talla cuando llegan a ser maduros. No obstante, basado en los datos de crecimiento de Turon *et al.* (1995), Lozano *et al.* (1995) argumentan que las diferencias observadas en la talla al inicio de la reproducción no pueden explicarse sólo por diferencias en el crecimiento.

Puesto que la incorporación de individuos inmaduros podría alterar los patrones espaciales y temporales del IG, la mayoría de los estudios revisados sólo registran el IG para individuos mayores de 30 mm, que participan activamente en la reproducción. Nosotros por tanto no analizamos las posibles diferencias entre localidades y hábitats en la talla de madurez sexual, aunque los pocos datos disponibles para erizos menores de 30 mm mostraron IGs muy bajos, de acuerdo con la información publicada.

3.4.2. Producción gonadal

Los equinoideos muestran una elevada plasticidad en su adaptación a los hábitats que ocupan. Según las condiciones a las que estén sometidos pueden modificar el índice de replección, el tamaño corporal, e incluso la morfología del caparazón (Fernandez &

Boudouresque 1997, Boudouresque & Verlaque 2007). También exhiben diferentes estrategias reproductivas caracterizadas por los tamaños gonadales alcanzados, la época de puesta y la talla de madurez sexual (Fuji 1967, Gonor 1972, Nichols *et al.* 1985, Semroud 1993, Lumingas 1994, Leoni *et al.* 2003). En este sentido, nuestros resultados indican que la región, el hábitat y la estacionalidad son los principales factores que van a influir en el tamaño gonadal.

El IG de *P. lividus* muestra una clara tendencia geográfica, siendo mayor la media anual en el Atlántico que en el Mediterráneo. Además, las poblaciones atlánticas presentaron un gradiente latitudinal en su IG, con mayores valores a latitudes altas. Dado que todos los estudios revisados se han desarrollado en una o unas pocas localidades próximas y ésta es la primera síntesis de patrones reproductivos en esta especie, no se dispone de ninguna evidencia sobre patrones geográficos. La única referencia previa indica que la producción gonadal es mayor en el norte que en el sur de Galicia (Catoira 1995). Sin embargo, sí se han descrito diferencias latitudinales en los procesos reproductivos de muchos invertebrados marinos, incluidos los equinodermos (Runnström 1927, Giese & Pearse 1974, Costelloe 1988, Fariña *et al.* 1999, Brante *et al.* 2003, 2004, Mercier & Hamel 2009).

Las variaciones ambientales entre Atlántico y Mediterráneo y las asociadas al gradiente latitudinal, como fotoperiodo, temperatura, corrientes oceánicas, o la producción primaria, pueden ser la causa del patrón geográfico observado. Byrne (1990), Spirlet *et al.* (1998) y González-Irusta (2009) observaron que temperaturas inferiores a 13°C inhiben la puesta en las poblaciones naturales de *P. lividus*, y este efecto podría explicar los mayores tamaños gonadales a altas latitudes, donde los nutrientes continúan acumulándose en las gónadas hasta que se alcanza la temperatura adecuada para la puesta (González-Irusta 2009).

Los tres hábitats estudiados difieren principalmente en la disponibilidad de alimento, y éste parece ser un factor clave en el desarrollo gonadal. Los erizos del intermareal están expuestos a unas condiciones ambientales muy variables debido a las variaciones en el nivel de marea. La acción del oleaje es generalmente elevada en esta zona y la fuente principal de alimento de los erizos son las algas arrojadas (Byrne 1990). Bajo estas condiciones, las tasas de consumo de los equinoideos se reducen, ya sea por un efecto directo del oleaje sobre la actividad de los individuos, o por una disminución de la disponibilidad de alimento (Lawrence *et al.* 2007). En este sentido,

Rodríguez (2003) demostró que al aumentar las algas arrojadas en las charcas, se producía un aumento en el peso gonadal del erizo *Tetrapygus niger* en Chile. Esto explicaría que *P. lividus* desarrolle gónadas mayores en el infralitoral que en el intermareal (Byrne 1990).

Similarmente, en el Mediterráneo se observaron mayores IGs en praderas de fanerógamas que en sustratos rocosos, y las diferencias en la disponibilidad de alimento también podrían ser las causantes de dichas variaciones (San Martín, 1995, Fernandez & Boudouresque 1997, Boudouresque & Verlaque 2007, Sellem & Guillou 2007). Dado que las fanerógamas forman parte de la dieta de *P. lividus* (Boudouresque & Verlaque), el alimento no es un factor limitante en este hábitat y la profundidad no ejerció ningún efecto en el IG en este caso. Sin embargo, al igual que en otras especies de equinoideos (Nichols *et al.* 1983, 1985, Keats *et al.* 1983, 1984), hemos registrado en el infralitoral rocoso una dependencia negativa del tamaño gonadal de *P. lividus* con la profundidad, que podría estar asociada a un menor aporte alimenticio a altas profundidades. Diferentes resultados fueron registrados por Guettaf (1997, citado en Boudouresque & Verlaque 2007), quien observó un IG similar en erizos localizados en *P. oceanica*, sustratos rocosos con abundantes algas, y en zonas de alta densidad de erizo donde el alimento era escaso. Él sugiere que este resultado podría deberse a que las poblaciones situadas a altas densidades reciben un gran aporte de algas arrojadas en su dieta.

Los parámetros biológicos que se han analizado en este trabajo no parecen ser tan influyentes en los tamaños gonadales de *P. lividus* como las condiciones ambientales. En concordancia con otros estudios previos (Sellem & Guillou 2007, Barbaglio *et al.* 2007, González-Irusta 2009, Garmendia *et al.* 2010) no encontramos diferencias significativas en el IG entre sexos.

Diversos estudios en equinoideos han descrito una relación positiva entre el tamaño gonadal y el corporal (Fernandez & Boudouresque 1997, Meidel & Scheibling 1998, Guillou & Lumingas 1999, Sellem & Guillou 2007). Nuestros resultados en cambio mostraron que la inversión energética en reproducción es independiente del tamaño corporal del erizo una vez que éstos alcanzan la madurez sexual. Teniendo en cuenta el patrón de crecimiento de esta especie (Turon *et al.* 1995, Sellem *et al.* 2000, Grosjean 2001), y de acuerdo con los resultados obtenidos, durante los primeros años de vida los erizos invierten toda su energía en el crecimiento somático, pero una vez

que alcanzan la madurez sexual, el crecimiento se ralentiza y la mayor parte de la energía está destinada a la reproducción, independientemente del tamaño corporal del individuo. En casi todas las áreas geográficas estudiadas los datos reproductivos se referían a individuos de pequeño tamaño (35 a 53 mm). Galicia fue la única región con información para un amplio intervalo de tallas (desde 35 mm hasta 85 mm) y en esta área tampoco observamos un efecto del tamaño corporal sobre el IG. Este resultado coincide con el estudio realizado por González-Irusta (2009) con individuos de 29 a 70 mm en la región cantábrica.

3.4.3. Ciclo reproductivo y época de puesta

Los métodos generalmente empleados para determinar la época de puesta son análisis histológicos de las gónadas y la evolución temporal del índice gonadal. El número anual de puestas también puede ser estimado mediante la presencia de larvas (López *et al.* 1998, Pedrotti & Fenaux 1992, Pedrotti 1993), de reclutas (Verlaque 1984, Fenaux *et al.* 1987, Sala & Zabala 1996) o de individuos postmetamórficos (Tomas *et al.* 2004). Sin embargo, estos métodos no son adecuados para determinar el periodo de puesta ya que variaciones en el periodo larvario o diferencias en la tasa de crecimiento podrían conducir a una incorrecta identificación del periodo reproductor.

Las células somáticas dentro del epitelio germinal almacenan nutrientes, y bajo situaciones de estrés, la energía acumulada en las gónadas puede ser transferida a otros compartimentos (Walker *et al.* 2007, Mercier & Hamel 2009), produciendo variaciones en el IG que no se relacionan con la reproducción. Por tanto, la histología es la técnica más adecuada para determinar el ciclo reproductivo de esta especie.

Sin embargo, el IG es un indicador que puede ser fácilmente estimado y que permite identificar el ciclo reproductivo de forma aproximada, al menos en la costa Atlántica, donde las poblaciones presentan un claro descenso del IG durante la primavera y verano (Byrne 1990, Spirlet *et al.* 1998). En cambio, el IG en el Mediterráneo es muy irregular, presentando pequeños ascensos y descensos que pueden tener su origen en diferentes causas. La identificación del patrón reproductivo a través del IG es complicado en estos casos, y por tanto este indicador no es apropiado para estudiar la reproducción de *P. lividus* en el Mediterráneo.

Tanto los estudios que se basan en el IG como en la histología de las gónadas, registran una única puesta anual en el Atlántico, y sólo Crapp & Willis (1975)

detectaron más de una puesta anual en Irlanda de acuerdo con el patrón temporal del IG.

Los resultados obtenidos en el Mediterráneo son más diversos. La mayoría de los autores que emplearon el IG o la abundancia de reclutas y larvas identificaron dos puestas anuales, una más intensa en primavera y otra en otoño (Semroud & Kada 1987, Semroud 1993, Pedrotti & Fenaux 1992, Pedrotti 1993, Fernandez & Boudouresque 1997, López *et al.* 1998, Guettaf *et al.* 2000, Tomas *et al.* 2004). Entre los trabajos que han realizado análisis histológicos en el Mediterráneo, Lozano *et al.* (1995), Martínez *et al.* (2003), Sánchez *et al.* (2004) y Sellem & Guillou (2007) identificaron una única puesta, mientras que Fenaux (1968) y Leoni *et al.* (2003) registraron dos.

Todavía se desconoce si tiene lugar un nuevo ciclo gametogénico entre las dos puestas anuales registradas en la mayoría de los trabajos del Mediterráneo, o si ambas puestas son consecuencia de un breve episodio de inactividad gonadal durante la época reproductora, como se detectó en el Atlántico (González-Irusta 2009). Este reposo podría ser causado por la inhibición de la vitelogénesis a altas temperaturas, ya que algunas áreas del Mediterráneo pueden alcanzar temperaturas superiores a 24 °C durante los meses cálidos (Spirlet *et al.* 2000, Shpigel *et al.* 2004).

Se han planteado diferentes hipótesis para explicar las variaciones regionales que se producen en el número de puestas anuales de *P. lividus*. Boudouresque & Verlaque (2007) interpretaron estas diferencias como una estrategia para mejorar la supervivencia larvaria. Según esta teoría, los individuos sincronizan su puesta cuando las condiciones tróficas son adecuadas para el desarrollo larvario y no existen corrientes que puedan transportar a las larvas hacia océano abierto.

Mercier & Hamel (2009) resumen muchos ejemplos de equinodermos que muestran patrones latitudinales en sus ciclos reproductivos (*Cucumaria frondosa*, *Holothuria scabra*, *Asterias Rubens*, *Diadema setosum*, *Echinometra mathei*, *Loxechinus albus*, etc.). Generalmente poblaciones localizadas en latitudes medias, sometidas a variaciones climatológicas estacionales, presentan episodios cortos de puesta. En cambio, las poblaciones tropicales muestran periodos prolongados o continuos de puesta a lo largo del año (Giese & Pearse 1974, Hopper *et al.* 1998, Vasquez 2007). Este patrón también ha sido sugerido para *P. lividus* (Mercier & Hamel 2009), aunque

no explicaría las diferencias observadas entre áreas situadas a la misma latitud pero en diferentes cuencas oceanográficas. No obstante, las mayores temperaturas del Mediterráneo y sus condiciones oceanográficas particulares podrían favorecer las puestas sucesivas anuales, lo cual conduciría a una menor reserva energética en las gónadas y explicaría por tanto la menor producción gonadal registrada en el Mediterráneo.

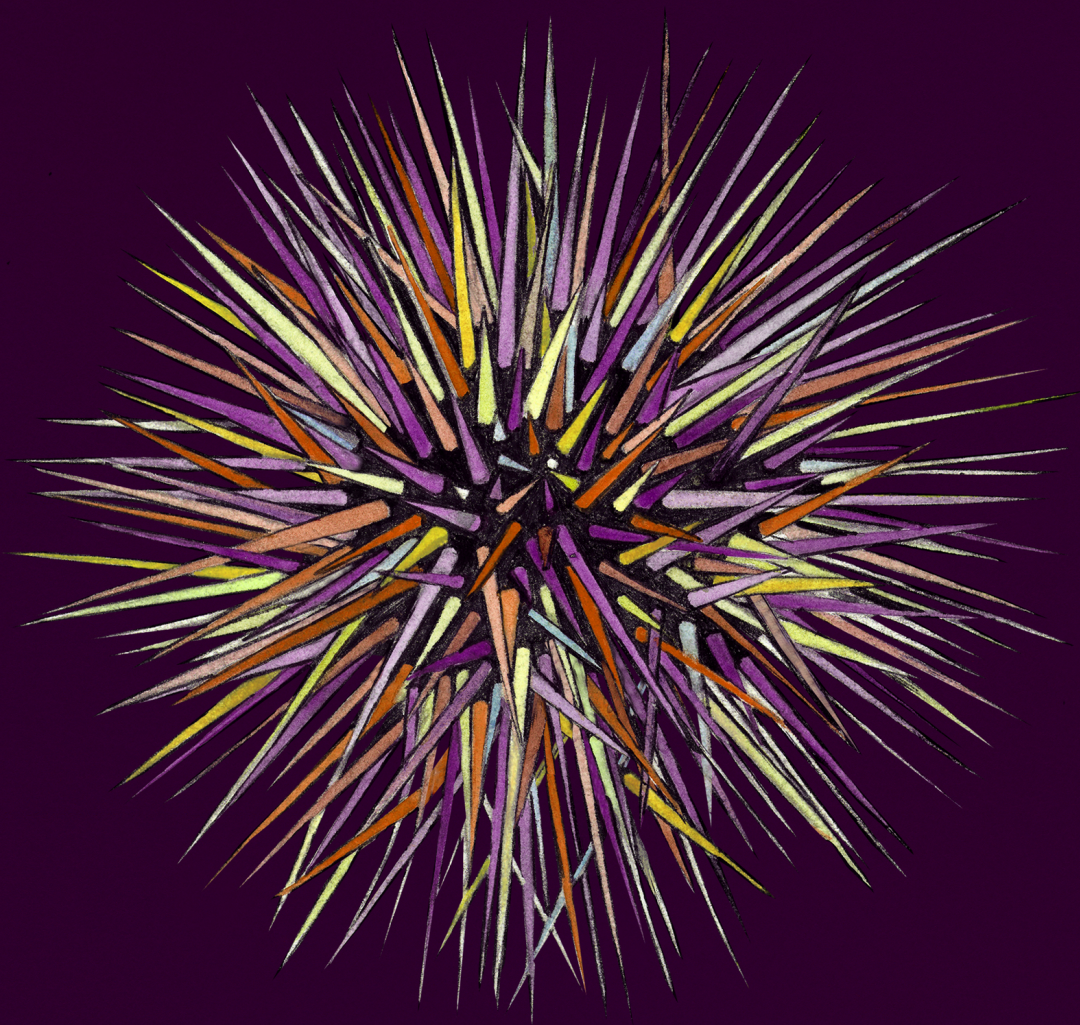
Estas diferencias en el ciclo reproductivo entre mares podrían ocurrir también en otros aspectos biológicos de la especie y ser reflejo de diferentes estrategias vitales. Aunque no hemos hecho una exhaustiva búsqueda bibliográfica sobre el crecimiento de *P. lividus*, las relaciones talla-edad recopiladas por Boudouresque & Verlaque (2007) y los datos de Galicia (Ouréns *et al.* 2013) parecen indicar unas mayores tasas de crecimiento en el Atlántico que en el Mediterráneo. Sin embargo esta hipótesis debería ser confirmada en un meta-análisis que estudie los posibles patrones geográficos sobre el crecimiento.

3.4.4. Conclusiones e implicaciones para gestión pesquera

Comprender el ciclo reproductivo de equinoideos es fundamental para desarrollar estrategias de gestión dirigidas hacia una explotación sostenible. Establecer un tamaño mínimo comercial es una herramienta muy usada en gestión, y su objetivo es permitir que todos individuos realicen al menos una puesta antes de ser explotados. La talla comercial de *P. lividus* se sitúa sobre los 50 mm en la mayoría de las regiones donde se explota (España, Italia, Francia, Marruecos, Argelia, etc.), y en vista de los resultados publicados parece ser una medida adecuada.

El IG es un buen indicador del rendimiento gonadal que se puede obtener de las pesquerías de *P. lividus*, y su estudio permite determinar las épocas y hábitats más adecuados para su explotación. Los resultados muestran que las pesquerías del Atlántico son más rentables que las del Mediterráneo en cuanto al rendimiento comercial que se va a obtener por individuo. La explotación de erizo es principalmente rentable en la zona infralitoral y en regiones situadas a altas latitudes. Debido a las variaciones estacionales del IG asociadas al propio ciclo reproductivo, la época óptima para extraer el erizo es durante el invierno, cuando las gónadas acumulan reservas para iniciar la gametogénesis. Por otro lado, el IG puede ser empleado en el Atlántico para identificar las principales fases del ciclo reproductivo de *P. lividus*, y

concretamente su periodo de puesta. En cambio, esta utilidad del IG es discutible para las poblaciones mediterráneas, donde las variaciones estacionales del IG son menos acusadas y podrían tener su origen en causas externas a la reproducción.



Definición de un nuevo e insesgado índice gonadal para invertebrados acuáticos y peces: su aplicación en el erizo de mar *Paracentrotus lividus*

RESUMEN

El índice gonadal es una herramienta muy utilizada para estudiar el ciclo reproductivo de una gran variedad de especies, a pesar de que su validez ha sido cuestionada en diversos estudios científicos. Una de las principales críticas que recibe es la premisa de una relación isométrica entre el tamaño de las gónadas y del cuerpo, premisa que no ha sido comprobada en la mayoría de los casos en los que ha sido aplicado. En este estudio definimos el índice gonadal estandarizado (IGE), un indicador del ciclo reproductivo que se basa en las diferencias entre el peso observado y el esperado de la gónada para un individuo de un tamaño determinado. A diferencia de otros índices gonadales, el IGE tiene en cuenta el posible crecimiento alométrico de la gónada, y es adecuado para realizar análisis comparativos entre muestras compuestas de individuos de distinto tamaño y recolectadas en distintas localidades o periodos de tiempo. Para mostrar sus ventajas frente a otros índices gonadales, este indicador fue estimado en dos poblaciones del erizo *Paracentrotus lividus*, y comparado con el índice gonadal más frecuentemente utilizado en estos organismos.

Palabras clave: Índice gonadal · Reproducción · Alometría · Tamaño corporal · Residuos · *Paracentrotus lividus*

*Este capítulo está basado en el artículo: Ouréns R, Freire J, Fernández L (2012) Definition of a new unbiased gonad index for aquatic invertebrates and fish: its application to the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Aquat Biol* 17: 145-152

4.1. INTRODUCCIÓN

El índice gonadal (IG) es un parámetro ampliamente usado para describir y analizar el ciclo reproductivo en especies marinas. Su principio básico es que las variaciones temporales que experimenta el tamaño gonadal reflejan las fases del ciclo reproductivo (Giese & Pearse 1974, Erickson *et al.* 1985). De este modo, tanto la acumulación de nutrientes en la gónada antes de la gametogénesis como la producción de gametos, conducen a un crecimiento gonadal y por tanto a un alto IG. Una vez que los gametos son liberados, la gónada reduce su tamaño y el IG es bajo. Después de un periodo de reposo, la gónada acumula nuevos nutrientes para la siguiente gametogénesis, y el IG incrementa de nuevo gradualmente (Walker *et al.* 2007).

Un importante inconveniente del IG es que administra poca información de lo que realmente sucede en el interior de las gónadas. Así, este índice puede permanecer constante cuando se inicia la gametogénesis y el tejido nutritivo es utilizado para sintetizar gametos (Giese & Pearse 1974, Nichols & Barker 1984).

Otro problema asociado al IG es que causas extrínsecas a la reproducción también pueden provocar una movilización de las reservas nutritivas de las gónadas hacia otros compartimentos del organismo, dando lugar a reducciones puntuales en el IG que podrían ser interpretadas incorrectamente como episodios de puesta (Byrne 1990, King *et al.* 1994, Sellem & Guillou 2007). Por ejemplo, Guillou & Michel (1993) sugirieron que algunos ascensos y descensos que experimentó el IG de *Sphaerechinus granularis* en la Bretaña francesa fueron causados por un descenso anómalo de la temperatura del agua. Igualmente, Lozano *et al.* (1995) atribuyeron una disminución del IG de *P. lividus* a una movilización de las reservas nutritivas de las gónadas después un periodo de fuertes tormentas.

Añadido a esto, la identificación del patrón reproductivo a través del IG en poblaciones con puestas parciales o en las que existe una cierta asincronía en el estado de desarrollo de los individuos es complejo, ya que el descenso que sufre este indicador en el periodo de puesta no es evidente para el conjunto de la población (Seward 2002, Mercier & Hamel 2009). Debido a estas limitaciones, diversos autores han criticado el uso de IG en estudios reproductivos (Nichols *et al.* 1985, Lozano *et al.* 1995, Seward 2002), y aconsejan el empleo de técnicas más precisas, como la histología.

A pesar de estas desventajas, el IG es un indicador fácilmente estimable e intuitivo del proceso reproductivo, mientras que la histología, aunque más exacta, es una técnica costosa que requiere más recursos, tiempo y experiencia. Asimismo, el uso del IG puede tener una doble finalidad en especies cuyo valor comercial reside en las gónadas, como sucede en equinoideos. Por un lado, este parámetro permite identificar de forma aproximada la época de puesta, información que se emplea habitualmente para establecer medidas de regulación como épocas temporales de veda. Por otro, el IG puede ser utilizado para estimar el rendimiento comercial esperado y su variabilidad temporal y espacial. Esta información permite planificar la estacionalidad de las operaciones de pesca y las rotaciones, optimizando el rendimiento pesquero.

Se han utilizado una amplia variedad de medidas para expresar el tamaño gonadal y corporal, incluyendo pesos secos, pesos frescos o volúmenes. El tamaño corporal también puede ser expresado como una dimensión lineal, como la longitud máxima corporal o el diámetro (ver revisiones de Gurney & Mundy 2004, González-Irusta 2009, Ebert *et al.* 2011, Ouréns *et al.* 2011). Las medidas seleccionadas para representar ambos tamaños y la relación que se establece entre ellas (puede incluir o no algún exponente en la relación) dan lugar a una amplia variedad de indicadores del IG. Como resultado, frecuentemente no es posible comparar valores absolutos entre estudios, pero sí contrastar tendencias.

El índice gonosomático es uno de los más comunes en la literatura, y representa el porcentaje del peso fresco de la gónada (PFG) con respecto al peso fresco del individuo (PFI). Esta expresión asume que las gónadas aparecen durante la embriogénesis del individuo y por tanto la recta que relaciona el PFG y el PFI pasa por el origen. Además, la relación entre ambas medidas es isométrica; es decir que ambos pesos aumentan a una misma velocidad. Por este motivo nos referiremos a este índice como índice gonadal lineal (IGL):

$$IGL = \frac{PFG}{PFI} \cdot 100 \quad (1)$$

La mayoría de los trabajos que emplean el IGL asumen estos enunciados sin comprobarlos previamente, a pesar de que se ha demostrado su violación en una gran variedad de especies marinas (Russell 1998, Stoltz *et al.* 2005, Nanri *et al.* 2011). En estos casos no debería utilizarse el IGL (ni cualquier otro IG que asuma isometría en el crecimiento gonadal) para comparar el estado reproductivo de individuos de distinto

tamaño, ya que podría conducir a conclusiones erróneas sobre su ciclo reproductivo (Devlaming *et al.* 1982, Erickson *et al.* 1985, Bonardelli & Himmelman 1995, Somarakis *et al.* 2004).

La finalidad de este trabajo es desarrollar y testar un indicador del ciclo reproductivo que sea de fácil estimación e interpretación y que no esté sesgado por la alometría del crecimiento de la gónada. Un índice gonadal estandarizado (IGE) permitiría la comparación de muestras recolectadas en diferentes localidades o estaciones del año y que estén compuestas por individuos de distinto tamaño. Como caso de estudio, este nuevo IG será aplicado en dos poblaciones de erizos *Paracentrotus lividus* y comparado con el índice gonadal más comúnmente empleado en estos organismos (IGL). No obstante, el IGE es un índice general que podría ser empleado en otros invertebrados acuáticos o en peces.

4.2. METODOLOGÍA

En este capítulo presentamos los datos procedentes del banco de Queiruga (en Porto do Son, 42° 39.6' N, 9° 04.2' W), a 12 m y en zonas de baja densidad poblacional (0.53 ± 0.01 individuos·m⁻², media \pm SE); y los datos del banco de Ardeleiro (en Lira, 42° 47.8' N, 9° 8.94' W), a 4 m y en zonas de agregación de erizo (95.78 ± 4.07 individuos·m⁻²). Se seleccionaron estos puntos de muestreo porque eran los que presentaban variaciones más notables entre el índice gonadal que definimos en este capítulo y el IGL.

Este capítulo está basado en datos de 855 erizos recolectados mensualmente desde junio de 2006 hasta mayo de 2008. Los erizos presentaban un diámetro entre 41.3 y 90.0 mm (medido como la dimensión máxima del plano ecuatorial del caparazón sin púas), rango de tallas al cual más de un 95% de la población es madura sexualmente (capítulo 5).

El diámetro de los erizos fue medido con un calibre Vernier (± 0.1 mm). Después de obtener el peso fresco de cada individuo (± 0.01 g), las gónadas fueron extraídas y depositadas en papel secante durante unos minutos, para eliminar el exceso de agua. A continuación, se pesaron las gónadas (peso fresco ± 0.001 g) y se mantuvieron en una estufa a 60° C durante 48 horas, hasta obtener un peso constante correspondiente a su peso seco (± 0.001 g).

El primer paso para la estimación del IGE fue buscar la expresión matemática que mejor representaba la relación entre las dos variables que se iban a asociar, el peso seco de la gónada (PSG) y el diámetro (D). Escogimos estas variables porque no dependen de la cantidad de fluido celomático ni de agua en los tejidos. Los erizos pierden agua continuamente una vez que son extraídos de su hábitat y este proceso varía entre individuos (Régis 1978). Por tanto, es difícil estandarizar las condiciones para medir el peso fresco y consideramos que esta medida es muy variable para estimar el IGE. En cambio, el diámetro muestra una alta repetitividad entre medidas y es por tanto una medida más precisa.

Las siguientes ecuaciones potenciales fueron aplicadas al conjunto de datos de cada población:

$$PSG = a \cdot D^b \quad (2)$$

$$PSG = a \cdot (D - c)^b \quad (3)$$

Donde a , b y c son los parámetros a estimar. A diferencia de la Ec. (2), la Ec. (3) incorpora la posibilidad de que las gónadas comiencen a desarrollarse a un tamaño corporal distinto de 0 (parámetro c). En nuestro caso asumimos que c es 27.9 mm, talla a la que el 50% de la población posee gónadas visibles macroscópicamente (capítulo 5). Este modelo potencial fue propuesto por Ebert & Russell (1994) y aplicado por Russell (1998) y Ebert *et al.* (2011).

Las variables PSG y D fueron log-transformadas para linearizar su relación y aproximar a la normalidad. El ajuste de ambos modelos lineales fue comparado gráficamente y mediante el criterio de Akaike (AIC, Akaike 1974) en cada estación de muestreo. Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo usando el software libre R (v. 2.14.1, R Development Core Team).

A continuación, definimos el IGE como los residuos del modelo lineal finalmente seleccionado:

$$IGE_i = \log PSG_i - \overline{\log PSG_i} \quad (4)$$

Donde $\log PSG_i$ representa el logaritmo del peso seco de las gónadas observado en el individuo i y $\overline{\log PSG_i}$ es el valor que predice la regresión para un individuo de ese tamaño corporal.

Este indicador está centrado en el cero, e individuos que presenten gónadas de mayor tamaño al que le corresponde a un erizo de una talla determinada, mostrarán índices positivos. Por el contrario, individuos con gónadas poco desarrolladas mostrarán índices negativos.

Para comprobar la independencia del IGE del diámetro corporal estimamos una relación lineal entre ambas variables mediante un modelo lineal mixto en cada estación de muestreo (paquete *nlme* del programa R, Pinheiro & Bates 2000). Cabría esperar que un individuo de un tamaño corporal determinado tenga un IGE alto en los meses de máximo desarrollo gonadal y un IGE bajo después del periodo de puesta. Esta variabilidad mensual fue reflejada en el modelo al introducir el mes como una variable aleatoria. La heterocedasticidad fue corregida permitiendo una estructura de la varianza con distinta dispersión para cada mes (función *varIdent* en R), y cuando fue necesario se corrigió la autocorrelación al asumir un proceso auto-regresivo de primer orden en la estructura de errores. Los modelos lineales mixtos también fueron aplicados para estimar la relación entre el diámetro corporal y el IGL.

El ajuste de los modelos finales fue evaluado mediante métodos gráficos (ej. gráficos diagnóstico de residuos, o tendencias de los valores observados y los predichos por el modelo).

4.3. RESULTADOS

Mediante un test de Kolmogorov-Smirnov se comprobó que la distribución de tallas en ambas poblaciones era distinta ($p < 0.01$; Fig. 4.1). La talla media de Queiruga fue 6.8 mm superior a la de Ardeleiro (t de Student, $p < 0.01$), mientras que la varianza del diámetro fue mayor en Ardeleiro (test de Barlett, $p < 0.01$).

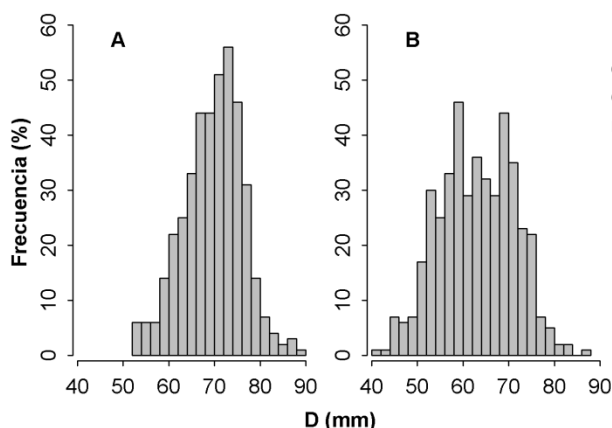


Fig. 4.1. Distribución de frecuencia de tallas de *P. lividus* en las dos poblaciones de estudio: Queiruga (A) y Ardeleiro (B). *D* representa el diámetro del caparazón.

Las dos estaciones de muestreo exhibieron diferente crecimiento gonadal (Tabla 4.1). El parámetro b de la Ec. (2) fue próximo a 3 en Ardeleiro ($b = 3.13$), valor esperado en un caso de isometría entre una relación lineal (diámetro) y una tridimensional (peso). Este valor indica que las gónadas crecieron a una tasa similar (ligeramente superior) al diámetro. En cambio, Queiruga mostró un crecimiento gonadal alométrico, ya que el parámetro b fue 1.84, y por tanto las gónadas crecieron más lentamente que el diámetro del caparazón.

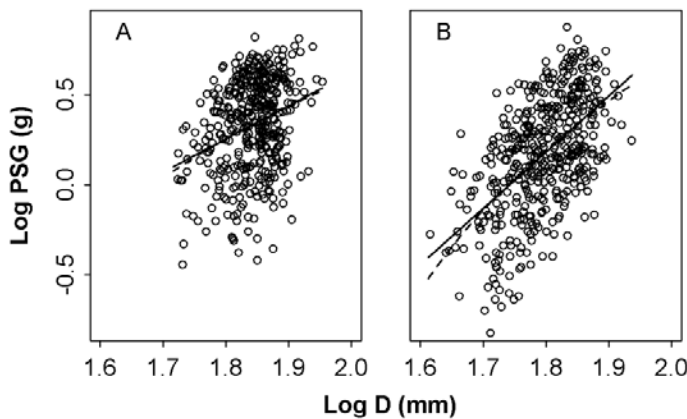


Fig. 4.2. Regresiones lineales entre el logaritmo del peso seco gonadal (PSG) y el logaritmo del diámetro del caparazón (D) de *P. lividus* en Queiruga (A) y Ardeleiro (B). La línea continua representa la relación que predice la Ec. (2) y la línea discontinua se corresponde con la predicción de la Ec. (3) después de transformarlas logarítmicamente.

Tabla 4.1. Regresiones entre el logaritmo del peso seco gonadal (PSG) y del diámetro (D) de *P. lividus* en los bancos de pesca de Queiruga y Ardeleiro bajo dos escenarios determinados por las Ec. (2) y (3). La Ec. (3) asume que el parámetro c es 27.9 mm. Se indica el rango de tallas de los individuos estudiados y el tamaño de la muestra. SE: error estándar asociado a la estimación de cada parámetro. AIC: valor del criterio de Akaike asociado a cada ecuación.

Localidad	n	Diámetro	Log (GDW) = $a + b \cdot \text{Log (D)}$					Log (GDW) = $a + b \cdot \text{Log (D-27.9)}$				
			a	SE	b	SE	AIC	a	SE	b	SE	AIC
Queiruga	415	52.9 - 90.0	-3.062	0.545	1.843	0.296	27.67	-1.431	0.279	1.091	0.173	26.59
Ardeleiro	440	41.3 - 86.4	-5.443	0.401	3.125	0.223	97.28	-2.376	0.182	1.660	0.119	97.48

Las representaciones gráficas de las dos regresiones realizadas entre log PSG y log D fueron muy similares, limitándose las diferencias a las tallas más extremas, donde el número de observaciones era menor (Fig. 4.2). La diferencia en el AIC de los dos modelos fue menor de una unidad para las dos estaciones de muestreo (Tabla 4.1), y en estos casos Burnham & Anderson (2004) argumentan que la mejora del modelo no es evidente. Siguiendo este criterio, seleccionamos la Ec. (2) log-transformada para estimar el IGE por ser más sencilla (ver discusión).

Las ecuaciones lineales estimadas entre el log PSG y log D representan la relación media anual entre ambas variables. La gran dispersión que se observa de los datos en ambas poblaciones es debida a las variaciones mensuales que experimenta el log

PSG a lo largo del año (Fig. 4.2). La estacionalidad del IGE (Fig. 4.3), causada en gran parte por esta variabilidad residual del PSG, no será analizada en detalle en este capítulo.

Finalmente, el IGE fue independiente del diámetro de los individuos en las dos estaciones de muestreo (Fig. 4.4, Tabla 4.2). Por el contrario, el IGL mostró diferente comportamiento en las dos poblaciones. Mientras que en Queiruga el IGL disminuyó significativamente al aumentar la talla de los erizos ($p < 0.001$), en Ardeleiro mostró la tendencia contraria, aumentando ligeramente hacia los erizos más grandes ($p = 0.008$).

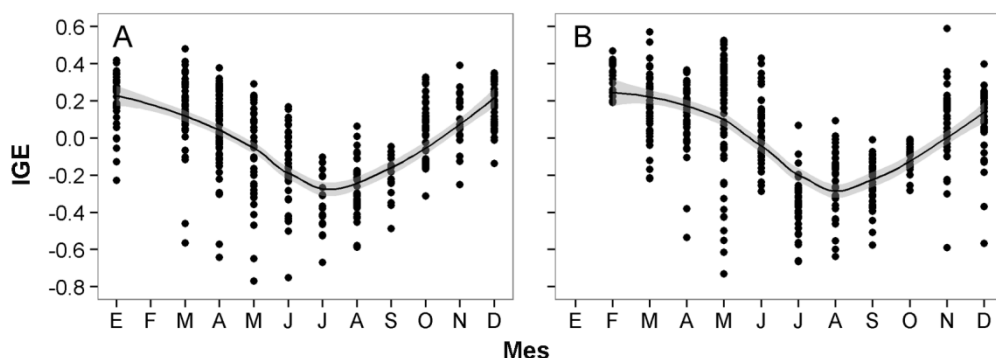


Fig. 4.3. Patrón temporal del índice gonadal estandarizado (IGE) de *P. lividus* en Queiruga (A) y Ardeleiro (B). Añadimos una curva suavizada (línea continua) y su error estándar (intervalo gris). El suavizado fue calculado mediante regresiones polinómicas locales.

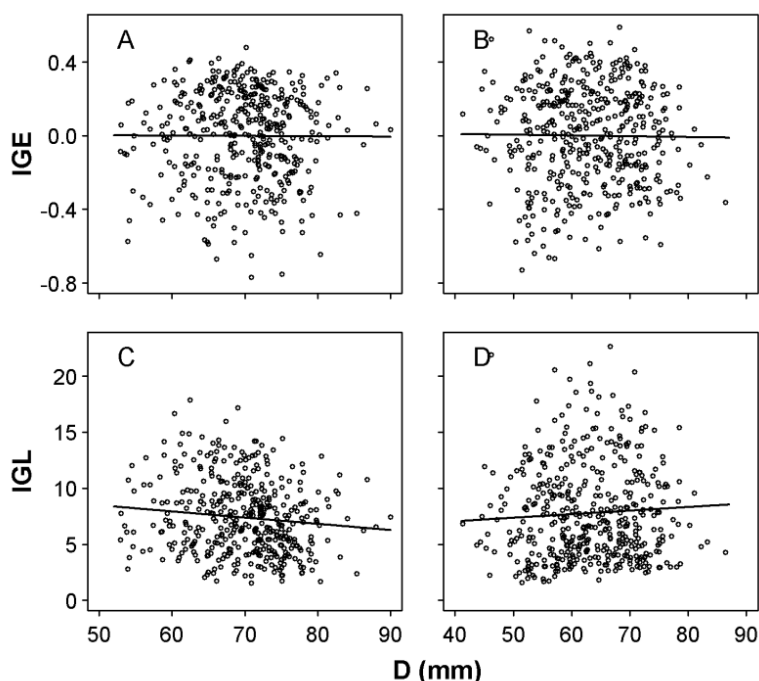


Fig. 4.4. Relación entre el índice gonadal estandarizado (IGE) y el índice gonadal lineal (IGL) con el diámetro corporal de *P. lividus* en Queiruga (A, C) y Ardeleiro (B, D). Los círculos representan los valores observados y la línea es la relación media anual que predice la estructura fija de los modelos lineales mixtos.

Tabla 4.2. Regresiones lineales entre los índices gonadales (estandarizado: IGE, y lineal: IGL) y el diámetro de *P. lividus* en Queiruga y Ardeleiro. Se muestra la estimación de los parámetros y su error estándar (SE) calculados mediante los modelos mixtos. d^2 : varianza mensual que experimenta el origen de la recta, estimada por la estructura aleatoria del modelo; σ^2 : varianza residual.

	Queiruga				Ardeleiro			
	Estima	SE	t	p	Estima	SE	t	p
IGE								
Origen	$1.05 \cdot 10^{-2}$	0.086	0.12	0.90	0.03	0.082	0.31	0.76
Pendiente	$1.75 \cdot 10^{-4}$	0.001	-0.17	0.87	$-4.16 \cdot 10^{-4}$	0.001	-0.39	0.70
d^2	0.05				0.04			
σ^2	0.02				0.01			
IGL								
Origen	11.25	1.109	10.14	< 0.01	5.77	1.078	5.35	< 0.01
Pendiente	-0.06	0.014	-4.02	< 0.01	0.03	0.012	2.68	0.01
d^2	12.34				5.88			
σ^2	7.24				5.01			

4.4. DISCUSIÓN

Las dos ecuaciones utilizadas para describir la relación entre log PSG y log D fueron muy similares. La diferencia entre ambas radica en el punto donde se inicia la recta (parámetro c), siendo distinto el ajuste para los individuos de tallas pequeñas. Sin embargo, estas relaciones son empleadas para analizar la dinámica reproductiva y por tanto deberían ser restringidas para individuos maduros. Como resultado, la ecuación más simple (Ec. 2) es perfectamente válida para estimar relaciones biométricas en nuestras muestras, formadas por individuos maduros con diámetros superiores a 41.3 mm.

Para aplicar la Ec. (3) a nuestros datos, el parámetro c fue fijado en la talla de madurez sexual (27.9 mm, capítulo 5). El mismo criterio fue utilizado por Russell (1998), quien estableció un valor de c igual a 20 mm para *Strongylocentrotus droebachiensis*, según resultados obtenidos en estudios previos (Harris *et al.* 1994, Munk 1992). En cambio, Ebert *et al.* (2011) estimaron el parámetro c a partir de la siguiente ecuación lineal:

$$\ln PSG = a + b \ln(D - c) \quad (5)$$

Para evitar los errores computacionales que se producirían al estimar el logaritmo de un número negativo, tuvieron que asumir que c era menor que cualquiera de los diámetros del estudio. En ese caso se forzó a que c fuese menor a 1 cm. Este

procedimiento no pudo llevarse a cabo en este estudio, ya que no es posible estimar la talla corporal a la cual comienzan a desarrollarse las gónadas en muestras formadas exclusivamente por individuos maduros. Por tanto, el uso de la Ec. (3) requiere de información biológica suplementaria o de la adopción de asunciones estadísticas poco realistas, motivo adicional para rechazar su uso.

Acorde con estudios previos realizados en diversas especies (Gonor 1972, Roff 1983, Stoltz *et al.* 2005, Nanri *et al.* 2011), las gónadas de *P. lividus* pueden presentar una tasa de crecimiento diferente que el cuerpo, y este crecimiento puede variar entre poblaciones. Mientras que en Ardeleiro las gónadas aumentaron de tamaño a una misma tasa que el diámetro, el crecimiento gonadal en la población de Queiruga fue mucho más lento que el crecimiento somático. Esta diferente respuesta fisiológica puede ser causada por las distintas condiciones a las que están sometidos los erizos en las dos zonas de muestreo. Los erizos localizados en el banco de Ardeleiro están expuestos a un fuerte oleaje, y bajo esta situación de estrés los erizos pueden favorecer la reproducción a expensas del crecimiento somático. Nuestros resultados son similares a los obtenidos por Turon *et al.* (1995) en el NE de España, quienes detectaron una mayor crecimiento somático en una estación protegida del oleaje. Igual que en nuestro estudio, la energía invertida en reproducción siguió la tendencia contraria en esta región, siendo la producción gonadal mayor en un hábitat cambiante y sujeto a una fuerte acción del oleaje (Lozano *et al.* 1995). Este argumento también podría justificar que el diámetro medio en Queiruga fuese 69.8 ± 0.3 (\pm SE) mm, mientras que en Ardeleiro fue sólo de 63.0 ± 0.4 mm.

Dado que el crecimiento gonadal puede ser alométrico, el uso del IGL para representar el ciclo reproductivo en *P. lividus* introduce sesgos. Además, el nivel de alometría varía entre localidades, por lo que no es posible asumir un error constante para cada clase de talla. Así, los erizos recolectados en Queiruga presentaron una alometría negativa en el crecimiento gonadal, y el IGL disminuyó hacia tallas de erizo grandes. En cambio, la ligera alometría positiva que mostraron los erizos de Ardeleiro ($b = 3.13$) dio lugar a un suave aumento del IGL con el tamaño de los individuos. Consecuentemente, este índice no es adecuado para análisis comparativos entre muestras procedentes de diferentes localidades o compuestas de individuos de distinto tamaño.

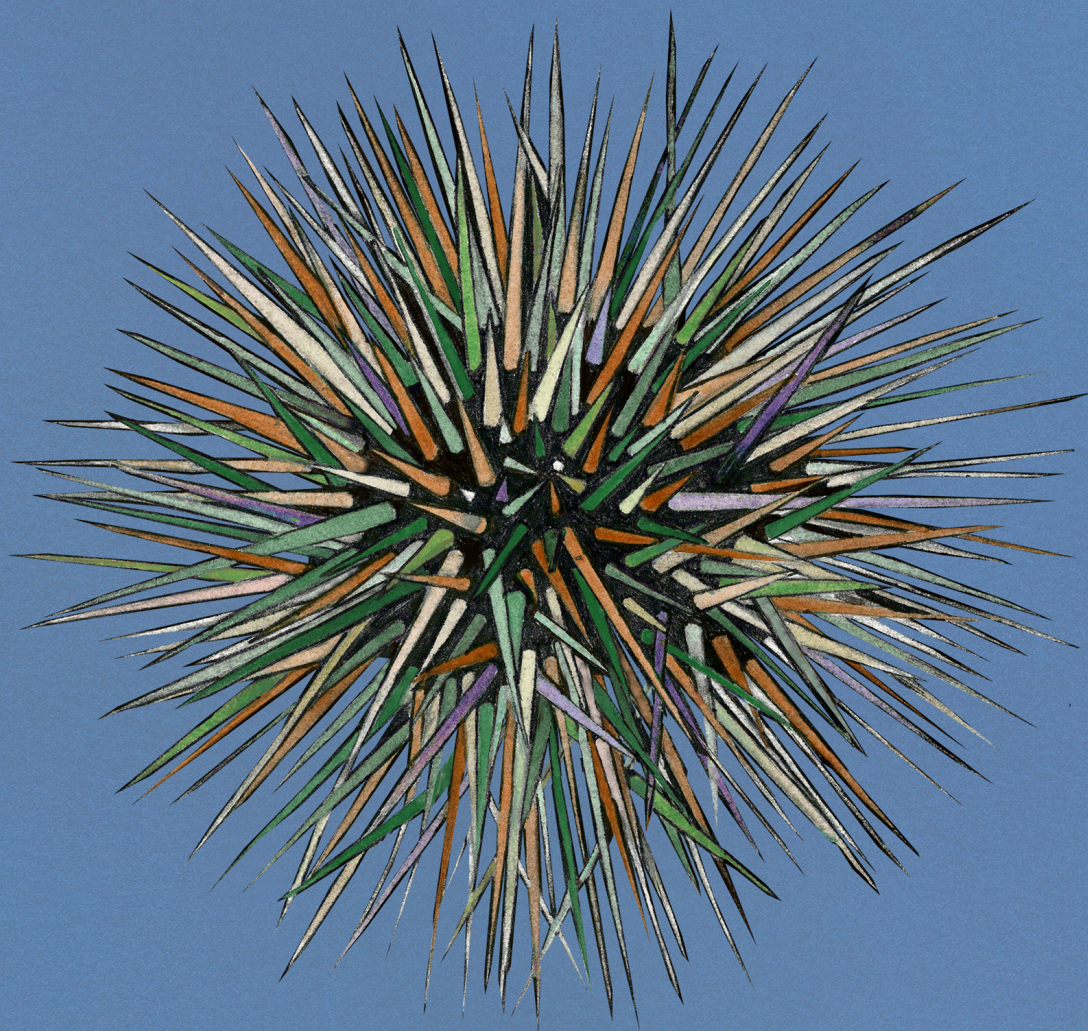
Ebert *et al.* (2011), conscientes de los problemas asociados a la mayoría de IGs descritos en la literatura, propusieron emplear el PFG estimado mediante la Ec. (5)

como indicador del ciclo reproductivo. Este método tiene en cuenta el posible desarrollo de la gónada a una talla distinta de cero, y su crecimiento alométrico con respecto al tamaño del cuerpo. Los autores realizaron un análisis de la covarianza para cuantificar la variabilidad mensual que experimenta la relación entre el PFG y D. Debido a las diferencias significativas que se produjeron entre meses, se estimó una regresión lineal individual para cada muestra, y por tanto el PFG obtenido sólo pudo ser comparado entre muestras si los individuos tenían un mismo tamaño corporal.

El IGE propuesto en este trabajo también tiene en cuenta el posible crecimiento alométrico de la gónada. La principal ventaja que presenta el IGE con respecto a la metodología propuesta por Ebert *et al.* (2011) es que permite comparar muestras formadas por individuos de diferente tamaño al basarse en los residuos de la regresión entre PSG y D. Somos conscientes de que variaciones en el ratio altura:diámetro del caparazón cambia el volumen corporal y la capacidad potencial para la producción gonadal. Sin embargo, basándonos en los datos de Urgorri *et al.* (1994), este ratio presenta una variabilidad muy pequeña en nuestra especie (0.52 ± 0.004 , $n = 104$), y por tanto apenas va a afectar al IGE.

A diferencia del indicador de Ebert *et al.* (2011), para estimar el IGE es necesario establecer una única relación entre el peso gonadal y el diámetro para el conjunto de datos, ya que una regresión para cada muestra eliminaría cualquier patrón temporal y espacial del IGE. Consecuentemente, en estudios con un número elevado de muestras la estimación de este indicador es menos ardua que la propuesta por Ebert *et al.* (2011).

No obstante, el IGE sigue siendo un índice biométrico, y como tal, mantiene las limitaciones comunes a todos los IGs: asume que las variaciones que sufre son provocadas exclusivamente por la reproducción, y es de difícil interpretación en poblaciones con puestas parciales o en las que existe asincronía en el estado de desarrollo de los individuos. Por tanto, su uso será adecuado dependiendo del caso de estudio, de sus objetivos, y de la calidad de la información que se quiera obtener. Una posible aplicación sería como herramienta de gestión en muchas pesquerías, ya que no se requiere de personal altamente cualificado para su estimación (como sucede con las técnicas histológicas), y la precisión con la que se determina el ciclo reproductivo puede ser suficiente para establecer el periodo de vedas.



Dinámica reproductiva del erizo *Paracentrotus lividus* en las costas de Galicia (NW España): efecto del hábitat y de la densidad poblacional

RESUMEN

Estudiamos los factores que causan variabilidad espacial a escala local en la talla de madurez sexual y en el ciclo reproductivo de *Paracentrotus lividus*. La talla de madurez sexual varió entre $20.4 (\pm 1.2 \text{ SE})$ mm y 27.9 ± 1.2 mm, siendo menor en zonas de baja densidad poblacional, donde el erizo no llega a formar agregaciones. Mediante un modelo no lineal, analizamos el efecto de la profundidad, tamaño corporal, sexo y densidad poblacional sobre el patrón temporal de un índice gonadal estandarizado con la talla (IGE). Los máximos y mínimos IGEs se obtuvieron a 4 m de profundidad, en los meses previos y posteriores a la puesta de primavera, respectivamente. La profundidad también afectó a la fase del ciclo, y los erizos a 4 m retrasaron su puesta 9.4 ± 3.0 días respecto a los erizos localizados a 8 m, y 20.5 ± 3.0 días respecto a los situados a 12 m. Por otro lado, los erizos localizados en agregaciones mostraron un leve aumento en el tamaño de sus gónadas como consecuencia de una mejor calidad de hábitat. Esto demuestra que no existe competencia intraespecífica en estas zonas, a pesar de las altas densidades que se pueden alcanzar ($18.5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$).

Palabras clave: Ciclo reproductivo · Índice gonadal · Primera madurez sexual · Variabilidad espacial · Agregación · Profundidad · *Paracentrotus lividus*

* Este capítulo ha sido enviado para su publicación a la revista Marine Biology, con el título: Reproductive dynamics of the sea urchin *Paracentrotus lividus* on the Galicia coast (NW Spain): effects of habitat and population density

5.1. INTRODUCCIÓN

Muchas especies de equinoideos son consumidas de forma tradicional en diversas regiones del mundo, y en Japón los inicios de esta práctica se remontan ya al siglo IX (Lawrence 2007). Los países asiáticos y mediterráneos son los principales mercados para este producto, y la creciente demanda en las últimas décadas ha conducido a la expansión y desarrollo de nuevas pesquerías y a un aumento vertiginoso en las tasas de extracción (Williams 2002). Consecuentemente los stocks de equinoideos han sufrido una disminución drástica a nivel mundial, y han sido constatados varios casos de sobre-explotación y colapso (Andrew *et al.* 2002, Williams 2002, Micael *et al.* 2009).

Esta situación ha promovido la necesidad de revisar las políticas pesqueras que gobiernan la explotación de este recurso y buscar nuevas estrategias de manejo que garanticen la sostenibilidad de las pesquerías (Rogers-Bennett *et al.* 2003). Para llevar esto a cabo es necesario conocer la dinámica de pesca y los principales procesos biológicos que rigen la dinámica poblacional del recurso. La reproducción es uno de estos procesos ya que permite obtener información de gran relevancia para la gestión, como la talla de madurez sexual o el periodo reproductor. Además, el estudio de la reproducción tiene un doble interés en equinoideos, dado que estas pesquerías están dirigidas a la comercialización de sus gónadas. En estos casos, conocer las variaciones espaciales y temporales que experimenta el tamaño de las gónadas aporta información sobre el rendimiento comercial de los individuos, además de reflejar el ciclo reproductivo.

La pesquería de erizo en España se centra en la especie *Paracentrotus lividus*. Este equinoideo se distribuye por toda la costa mediterránea y el NE Atlántico, desde Irlanda a Marruecos, incluyendo también las Islas Canarias y las Azores (Boudouresque & Verlaque 2007). Diversos trabajos sobre esta especie han investigado su ciclo reproductivo en una gran variedad de regiones, determinando parámetros como la época de puesta o la talla de madurez sexual (ej. Haya de la Sierra 1990, Spirlet *et al.* 1998, Sánchez-España *et al.* 2004). Otros estudios, muchos de ellos realizados en condiciones de cultivo, también han analizado el efecto de las variables ambientales sobre el tamaño medio gonadal (ej. Guettaf & San Martin 1995, Spirlet *et al.* 2000, Shpigel *et al.* 2004). Ouréns *et al.* (2011) hicieron una revisión estadística de estos trabajos, y uno de los resultados más interesantes es el aumento latitudinal que experimenta el índice gonadal en las poblaciones atlánticas, así como

los mayores valores que presentan éstas en relación a las poblaciones mediterráneas situadas en hábitats similares.

A pesar de toda esta información, pocos estudios han tenido en cuenta la compleja estructura espacial de las poblaciones de erizo (Morgan & Shepherd 2006), la cual puede causar variaciones en su estrategia vital y dinámica poblacional (Hereu *et al.* 2004, Tomas *et al.* 2004, Molinet *et al.* 2012, Ouréns *et al.* 2013). De este modo, la distribución agregada de los erizos (Freeman 2003) podría generar fenómenos de competencia por el espacio o alimento, y reducir las tasas de crecimiento o reproductivas (Grosjean *et al.* 1996, Tomas *et al.* 2005) en las zonas de alta densidad poblacional. Como hipótesis alternativa, los agregados se forman en zonas con mejor calidad de hábitat (Tuya *et al.* 2007, Alvarado 2008) y permiten mantener, o incluso incrementar, las tasas de crecimiento y reproductivas a pesar de la mayor densidad (posible efecto Allee, ver Berec *et al.* 2007, Kramer *et al.* 2009).

Por otro lado, la profundidad es la variable ambiental que provoca mayores gradientes en la distribución de los equinoideos (Lecchini *et al.* 2002, Agatsuma *et al.* 2006). Al igual que en el caso anterior, esta variable podría afectar de forma indirecta a la estrategia vital del erizo, ya que está vinculada a factores ambientales que inciden en el *fitness* de los individuos, como la disponibilidad y calidad del alimento, la exposición al oleaje, la temperatura o la luz (Garrahou *et al.* 2002, Tuya & Duarte 2012).

El objetivo de este trabajo es completar la información existente sobre la reproducción de *P. lividus*, analizando los factores que afectan a su dinámica reproductiva a nivel poblacional. Para ello se estudiará el efecto de la densidad poblacional sobre la talla de madurez sexual y se cuantificarán las variaciones que sufre el patrón temporal del índice gonadal con la densidad poblacional, la profundidad, el sexo y el tamaño corporal de los erizos.

5.2. METODOLOGÍA

5.2.1. Área de estudio y diseño del muestreo

El estudio fue realizado en las localidades gallegas de Lira y Porto do Son, entre junio de 2006 y mayo de 2008. La recogida de muestras tuvo lugar mensualmente en dos bancos de pesca de cada localidad: Ardeleiro y Os Forcados en Lira, y Son y Queiruga en Porto do Son. Se trata de áreas expuestas al oleaje, donde alternan rocas planas

de gran tamaño con paredes verticales de diversa orientación. La cobertura algal es abundante, principalmente en las zonas someras y durante los meses de primavera y verano. Las algas pardas *Saccorhiza polyschides*, *Cystoseira baccata* o *Laminaria* spp. pueden llegar a formar grandes mantos. *Halidrys siliquosa*, *Codium* spp., *Desmarestia* spp., el alga invasora *Sargassum muticum* y el alga roja *Asparagopsis armata* también son muy frecuentes (Veiga Villar 1999, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002, Casal *et al.* 2011). Las características del hábitat eran similares en los cuatro bancos, y por tanto fueron considerados réplicas de estudio.

Se definieron tres zonas de muestreo, ubicadas a 4, 8 y 12 m de profundidad, y dentro de cada una se muestrearon los dos tipos de distribución que presentaba el erizo: agregada (alta densidad) y dispersa (baja densidad). Debido al comportamiento gregario de la especie, frecuentemente los erizos estaban distribuidos en agregaciones, con densidades poblacionales que variaban entre 24 y 684 individuos·m⁻². No obstante, en algunas zonas también era frecuente encontrar erizos aislados. Estas zonas fueron denominadas áreas de baja densidad poblacional, ya que esta variable osciló entre 0.04 y 3.32 individuos·m⁻². En el banco de Queiruga sólo obtuvimos ejemplares en las áreas de baja densidad, posiblemente como causa de la pesca, mientras que el banco de Son sólo presentaba erizo a 4 m de profundidad y en los dos tipos de distribución (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Densidad media poblacional de *P. lividus* y su error estándar en cada una de las zonas muestreadas. No se encontraron agregaciones de individuos en Queiruga, ni erizos a 8 y 12 m de profundidad en Son. AD: alta densidad, BD: baja densidad.

	4 m		8 m		12 m	
	AD	BD	AD	BD	AD	BD
Ardeleiro	76.44 ± 4.86	0.56 ± 0.03	61.90 ± 3.74	0.46 ± 0.02	57.40 ± 3.33	0.42 ± 0.03
Os Forcados	132.70 ± 8.48	0.78 ± 0.04	50.74 ± 2.04	0.42 ± 0.02	50.81 ± 2.09	0.49 ± 0.04
Queiruga	-	0.69 ± 0.06	-	0.45 ± 0.05	-	0.36 ± 0.04
Son	227.88 ± 15.55	0.61 ± 0.08	-	-	-	-

Mediante un cuadrado metálico de 50 x 50 cm se recogieron los erizos situados en la parte central de 3 agregados en cada profundidad. En zonas de baja densidad se utilizó un cabo de 3 m que llevaba en uno de sus extremos un plomo. Utilizando el extremo plomado como centro, se describió un círculo de 3 m de radio a la vez que se recogían los erizos incluidos en el mismo. Como en las zonas de agregación, se obtuvieron 3 réplicas mediante esta operación.

Asimismo, se obtuvo un registro mensual de la temperatura superficial del agua (SST) en la zona de estudio durante el periodo muestreado. Para ello se utilizaron imágenes satélite obtenidas con el sensor AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer), con una resolución espacial de 1.1 km. Las imágenes fueron procesadas por el Centro de Recepción, Proceso, Archivo y Distribución de Imágenes de Observación de la Tierra (CREPAD) utilizando un algoritmo multicanal (Willis *et al.* 1985). Cada estación de muestreo fue cubierta por dos imágenes satélite, y la SST mensual fue estimada como la media de ambas.

5.2.2. Procesado de las muestras

Todos los erizos presentes en las muestras fueron contados y medidos (diámetro máximo sin púas, ± 0.1 mm) para estimar la densidad poblacional y para estudios posteriores de frecuencias de tallas.

Para el estudio del ciclo reproductivo empleamos un total de 6957 erizos, con una media de 340 erizos mensuales, 20 por estación de muestreo y tipo de distribución que estaba presente.

Los individuos fueron pesados (± 0.01 g), y a continuación se identificó el sexo mediante un análisis macroscópico de las gónadas y de los gametos liberados. Después de eliminar el exceso de agua con papel secante, se registró el peso fresco de las gónadas (± 0.001 g) y se introdujeron en una estufa a 60° C durante 48 horas para obtener su peso seco (PSG, ± 0.001 g).

5.2.3. Estimación de la talla de madurez sexual

Para calcular la talla de madurez sexual seleccionamos los individuos recolectados en los meses de máximo desarrollo gonadal (enero - abril, según un análisis exploratorio de los datos). A continuación, clasificamos como inmaduros aquellos erizos cuyas gónadas no eran visibles macroscópicamente, o bien éstas tenían un peso seco inferior al de la precisión de la balanza (± 0.001 g).

El análisis se basó en 1386 individuos con tamaños comprendidos entre 5.6 y 83.7 mm, y que procedían de las estaciones de Os Forcados y Son. Las demás localidades fueron descartadas del estudio ya que apenas disponíamos de individuos inmaduros. Dado que los erizos menores de 40 mm estaban prácticamente ausentes a 8 y 12 m,

asumimos que el reclutamiento de esta especie se produce en zonas someras (capítulo 8), y que no es posible estimar una talla de madurez sexual para cada profundidad.

Empleamos un modelo logístico lineal con la función link *logit* (Hardin & Hilbe 2007) para determinar el porcentaje de individuos maduros con el diámetro. Estudiamos el efecto de la densidad (alta y baja) y zona de muestreo sobre la pendiente de la curva. La forma del modelo fue la siguiente:

$$P = \frac{e^{a+b_1 \cdot D+b_2 \cdot D \cdot Densidad+b_3 \cdot D \cdot Localidad}}{1+e^{a+b_1 \cdot D+b_2 \cdot D \cdot Densidad+b_3 \cdot D \cdot Localidad}}$$

Donde P es la probabilidad de que un individuo sea maduro, a , b_1 , b_2 y b_3 son los parámetros del modelo, D es el diámetro del individuo, *Densidad* es el tipo de distribución (alta o baja densidad) y *Localidad* es la localidad de muestreo.

Definimos la talla de madurez sexual de dos modos: 1) diámetro al que el 50% de los individuos en la población son maduros (D_{50}), y 2) diámetro al que el 95% de los individuos de la población son maduros (D_{95}).

5.2.4. Estimación del índice gonadal

Para evitar las alteraciones que produciría la inclusión de juveniles en el análisis, el estudio del ciclo reproductivo se basó en individuos de tamaño superior a aquél en el que el 95 % de la población era madura.

El crecimiento gonadal de estos individuos mostró una alometría ligeramente negativa con respecto al crecimiento somático ($PSG = 1.3 \cdot 10^{-5} \cdot D^{2.8}$, $n = 6436$). Por tanto, para poder comparar el índice gonadal de diferentes muestras es necesario emplear individuos de una misma clase de talla, o bien emplear un indicador independiente del diámetro. Nosotros usamos el índice gonadal estandarizado (IGE), definido por Ouréns *et al.* (2012), y que representa los residuos de la regresión lineal entre el logaritmo del peso seco gonadal y el logaritmo del diámetro del erizo (Fig. 5.1). Este indicador está centrado en el cero, e individuos en la fase previa a la puesta presentarán gónadas de mayor tamaño que la media anual y su IGE será elevado. Por el contrario, los individuos después del desove tendrán gónadas poco desarrolladas que darán lugar a IGE negativos. La principal ventaja de este indicador con respecto a otros empleados

más comúnmente es que permite comparar muestras con erizos de diferente diámetro, recolectados en diferentes localidades o estaciones del año.

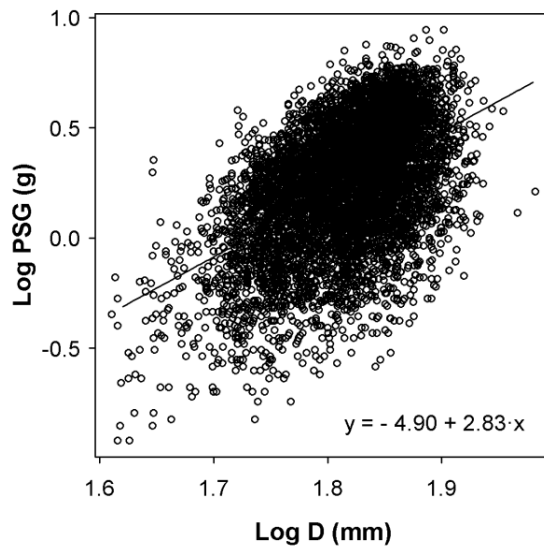


Fig. 5.1. Relación lineal entre el logaritmo del diámetro (D) y del peso seco de las gónadas (PSG) para el conjunto de los individuos ($n = 6436$).

Análisis estadístico

El patrón temporal del IGE conserva la naturaleza periódica del ciclo reproductivo (Fig. 5.2), y por tanto para su análisis diseñamos una función matemática que refleja esta periodicidad (Fig. 5.3):

$$IGE_i = \alpha_i + \beta_i \cdot \text{sen}(\pi / 6 \cdot t + \omega_i) + \varepsilon_i$$

Donde

- IGE es el índice gonadal estandarizado para un individuo i ,
- α es el valor del IGE en el punto de inflexión, y lo consideramos el valor medio anual,
- β es la semi-amplitud del ciclo y puede ser interpretada como la desviación media del IGE a lo largo del tiempo,
- $\pi/6 \cdot t$ representa la periodicidad anual del ciclo, donde t es la variable temporal

- ω es el parámetro de fase que cambia el seno de la curva hacia la izquierda o hacia la derecha, y
- \mathcal{E} es el error residual

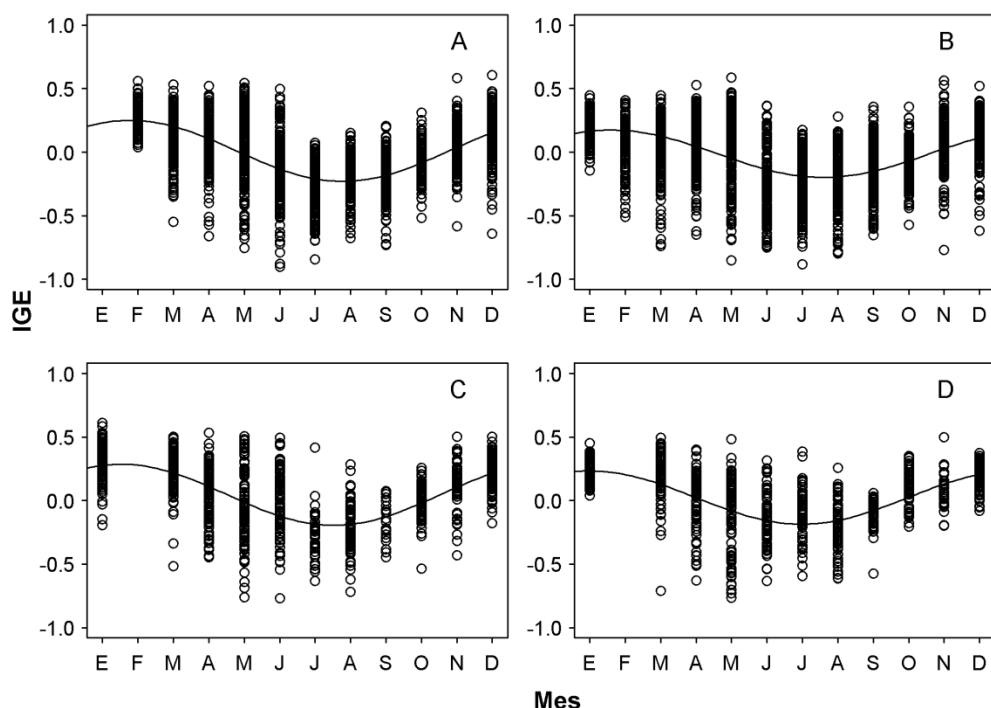


Fig. 5.2. Patrón temporal del índice gonadal estandarizado (IGE) para *P. lividus* en cada localidad de muestreo. A) Ardeleiro, B) Os Forcados, C) Queiruga, D) Son.

Empleamos modelos mixtos no lineales mediante el paquete *nlme* de R (Pinheiro & Bates 2000). La variabilidad producida por las zonas y años de muestreo fue incorporada en la estructura aleatoria del modelo. Para ello creamos una nueva variable denominada Banco-año (8 niveles), que es resultado de combinar las variables Banco (4 niveles) y Año (2 niveles). Inicialmente los efectos aleatorios fueron incluidos en la estimación de los tres parámetros (α , β y ω).

El objetivo de este análisis fue evaluar el efecto de la profundidad, densidad poblacional, sexo y diámetro de los individuos en el patrón temporal del IGE. La profundidad fue incorporada como una variable categórica en la estimación de los tres parámetros (α , β y ω), mientras que la variable sexo sólo fue incluida en la estimación

de los dos primeros (α y β), ya que biológicamente no sería posible un desfase importante entre machos y hembras en el momento de la puesta. Por otra parte, a pesar de que el IGE es independiente del diámetro del erizo, el ciclo reproductivo podría variar con la talla de los individuos, afectando por ejemplo a la duración o época de la puesta. Por tanto, el diámetro fue introducido en el modelo para estimar β y ω .

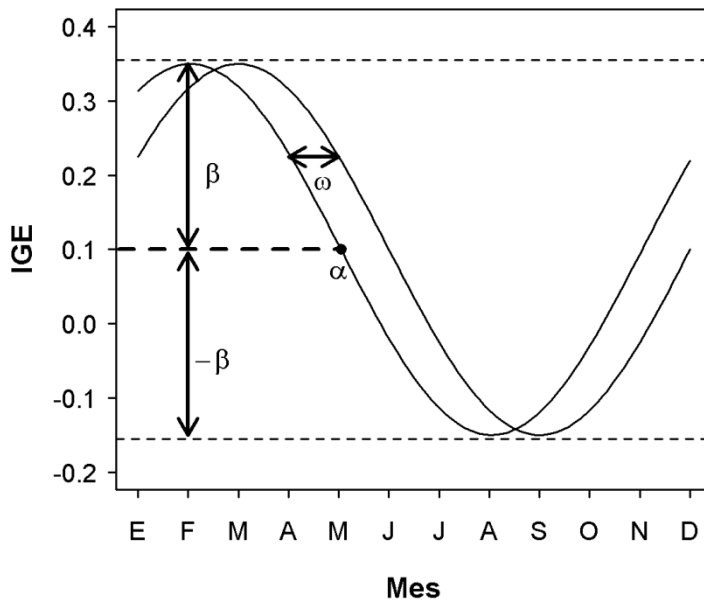


Fig. 5.3. Dibujo explicativo de los parámetros que definen el patrón temporal del IGE (índice gonadal estandarizado). α : índice medio anual, β : semi-amplitud del ciclo, ω : fase del ciclo.

En cuanto a la densidad, los altos valores que se alcanzan en las zonas de agregación (hasta $684 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) podrían generar competencia intraespecífica por el alimento o el espacio, dando lugar a unos bajos rendimientos gonadales. Para comprobar esta hipótesis empleamos la densidad de biomasa ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$) como indicador de la competencia, dado que es un mejor estimador de la intensidad de consumo de alimento que la densidad poblacional ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$). Además, hemos observado que las mayores densidades poblacionales se producen en agregaciones con un número elevado de juveniles y reclutas, los cuales apenas ejercen competencia.

Para conocer el peso total de las muestras estimamos el peso de los individuos (PFI) mediante su relación potencial con el diámetro ($PFI = 2.1 \cdot 10^{-3} \cdot D^{2.6}$, $n = 8917$). La densidad de biomasa osciló entre $3.6 \cdot 10^{-3}$ y $2.3 \cdot 10^{-1} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ en zonas de baja densidad,

y entre 1.8-18.5 kg·m⁻² en zonas de agregación. Esta variable numérica fue introducida en la estima de α , β y ω . Para la estimación de α consideramos también el término cuadrático, con el fin de poder determinar la existencia de relaciones no lineales en la competencia por el alimento.

Siguiendo el protocolo diseñado por Zuur *et al.* (2009), estimamos en primer lugar el modelo más complejo posible, que incluye todas las variables explicativas en la componente fija. En nuestro caso el modelo inicial fue el siguiente:

$$\alpha = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot Prof_8 + \alpha_2 \cdot Prof_{12} + \alpha_3 \cdot Biomasa + \alpha_4 \cdot (Biomasa)^2 + \alpha_5 \cdot Sexo + \gamma_1 \cdot Banco - año$$

$$\beta = \beta_0 + \beta_1 \cdot Prof_8 + \beta_2 \cdot Prof_{12} + \beta_3 \cdot Biomasa + \beta_4 \cdot Sexo + \beta_5 \cdot Diámetro + \gamma_2 \cdot Banco - año$$

$$\omega = \omega_0 + \omega_1 \cdot Prof_8 + \omega_2 \cdot Prof_{12} + \omega_3 \cdot Biomasa + \omega_4 \cdot Diámetro + \gamma_3 \cdot Banco - año$$

Donde $\alpha_0, \dots, \alpha_5$, β_0, \dots, β_5 y $\omega_0, \dots, \omega_4$ representan los efectos fijos asociados al modelo lineal para estimar los tres parámetros que determinan el ciclo reproductivo (α , β y ω). $Prof_8$ y $Prof_{12}$ son variables dummy que toman el valor 1 cuando la profundidad es 8 y 12 m respectivamente, y el valor 0 en otro caso. Análogamente, $Sexo$ es la variable dummy que toma el valor 1 cuando es hembra y 0 cuando es macho. Por su parte, γ representa el efecto aleatorio asociado al Banco-año y que afecta a los tres parámetros a estimar.

Los valores iniciales de los parámetros fueron estimados a partir de representaciones gráficas y descripciones estadísticas de los datos. A continuación, determinamos la mejor estructura de la varianza para los efectos aleatorios, y mediante el procedimiento de eliminación hacia atrás seleccionamos las variables que afectaban a la estructura fija del modelo. Los diferentes modelos realizados fueron comparados mediante el criterio de Akaike (AIC, Akaike 1974) y el criterio bayesiano (BIC, Schwarz 1978), y cuando los modelos eran anidados, comprobamos la mejora de la razón de probabilidad (likelihood ratio) usando un test X^2 .

Por último, usamos métodos gráficos (gráficos diagnóstico de residuos, tendencias de los valores observados y los valores que predice el modelo) para evaluar el ajuste del modelo finalmente seleccionado.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Talla de madurez sexual

Los erizos de Os Forcados maduraron antes que los de Son ($p < 0.01$), y la maduración fue más precoz en las áreas de baja densidad poblacional que en las agregaciones de individuos ($p = 0.03$). De acuerdo con esto, la D_{50} varió un máximo de 7.5 (± 2.4 SE) mm entre muestras, siendo de 20.4 ± 1.2 mm en las zonas de baja densidad de Os Forcados, y de 27.9 ± 1.2 mm en las agregaciones de Son (Fig. 5.4). Igualmente la D_{95} también fue variable, y en estos hábitats más extremos el 95% de la población maduró con 29.6 ± 1.9 mm y 40.5 ± 2.1 mm, respectivamente.

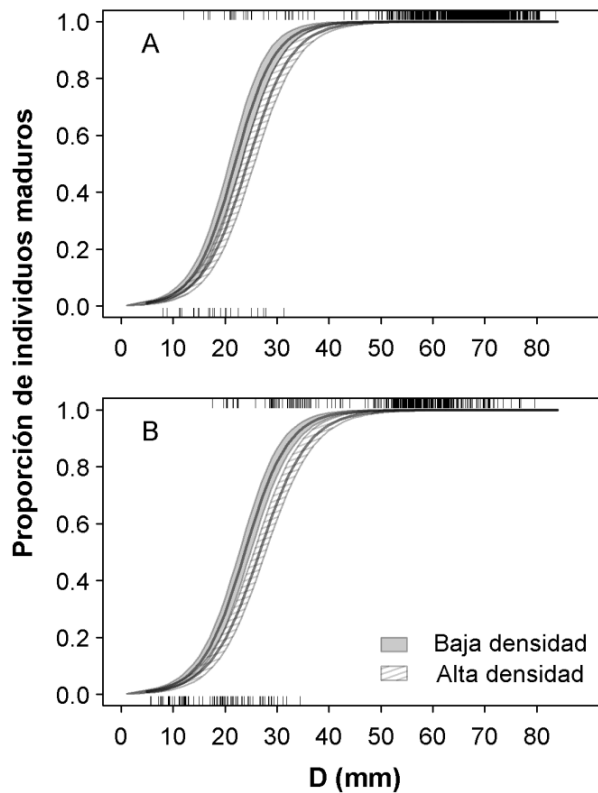


Fig. 5.4. Proporción de individuos maduros para cada talla (\pm SE) en zonas de alta y baja densidad poblacional y en las localidades Os Forcados (A) y Son (B). Las líneas sobre los ejes superior e inferior indican el número de ejemplares maduros e inmaduros observados, respectivamente.

5.3.2. Ciclo reproductivo

Descripción del modelo no lineal

Para el análisis del ciclo reproductivo empleamos individuos con un diámetro superior a 40.5 mm, talla correspondiente a la D_{95} en la zona con maduración más tardía (áreas de alta densidad en Son). Ya que no disponemos de información de Queiruga y Ardeleiro, tuvimos que asumir que también en estas zonas el 95% de los individuos alcanzaron la madurez con 40.5 mm.

El modelo mixto no lineal ajustado sobre estos organismos fue simplificado con respecto al modelo inicial, ya que el AIC de ambos modelos era similar (AIC = - 4336.8 en el modelo inicial y AIC = - 4337.5 en el modelo final) y no existían diferencias significativas en la razón de probabilidad ($p = 0.12$). El modelo final fue el siguiente:

$$\alpha = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot Prof_8 + \alpha_2 \cdot Prof_{12} + \alpha_3 \cdot Biomasa + \alpha_4 \cdot Sexo + \gamma_1 \cdot Banco - año$$

$$\beta = \beta_0 + \beta_1 \cdot Prof_8 + \beta_2 \cdot Prof_{12} + \beta_3 \cdot Sexo + \gamma_2 \cdot Banco - año$$

$$\omega = \omega_0 + \omega_1 \cdot Prof_8 + \omega_2 \cdot Prof_{12} + \omega_3 \cdot Diámetro + \gamma_3 \cdot Banco - año$$

Los efectos aleatorios (γ), incluidos en la estimación de los tres parámetros del modelo (α , β y ω), presentaron una matriz de varianza-covarianza simétrica y definida positiva. Se corrigió la heterocedasticidad de los datos al permitir una estructura de la varianza con diferente dispersión para cada Mes y Banco-año (función *varIdent* en R). También observamos una correlación entre los individuos pertenecientes a una misma muestra, y para corregirlo asumimos un proceso auto-regresivo de primer orden en la estructura de errores.

Los gráficos de residuos sugerían que éstos cumplen las asunciones de normalidad y homocedasticidad. Puesto que los valores que predice el modelo estaban próximos a los valores observados, concluimos que el modelo se ajusta satisfactoriamente.

Variabilidad espacial del ciclo reproductivo

Si bien las condiciones ambientales y demográficas han producido variaciones espaciales en el ciclo reproductivo, se puede observar un patrón temporal general con tres etapas bien diferenciadas (Fig. 5.5). Los mayores valores del IGE se obtuvieron en

los tres o cuatro primeros meses del año. A continuación el IGE comenzó a disminuir gradualmente con la primavera, alcanzando los valores mínimos en julio o agosto, y elevándose de nuevo a inicios de otoño. Este ciclo anual fue inverso al descrito por la SST, el cual presentó temperaturas superiores a 15° C de abril a octubre (Fig. 5.5-A).

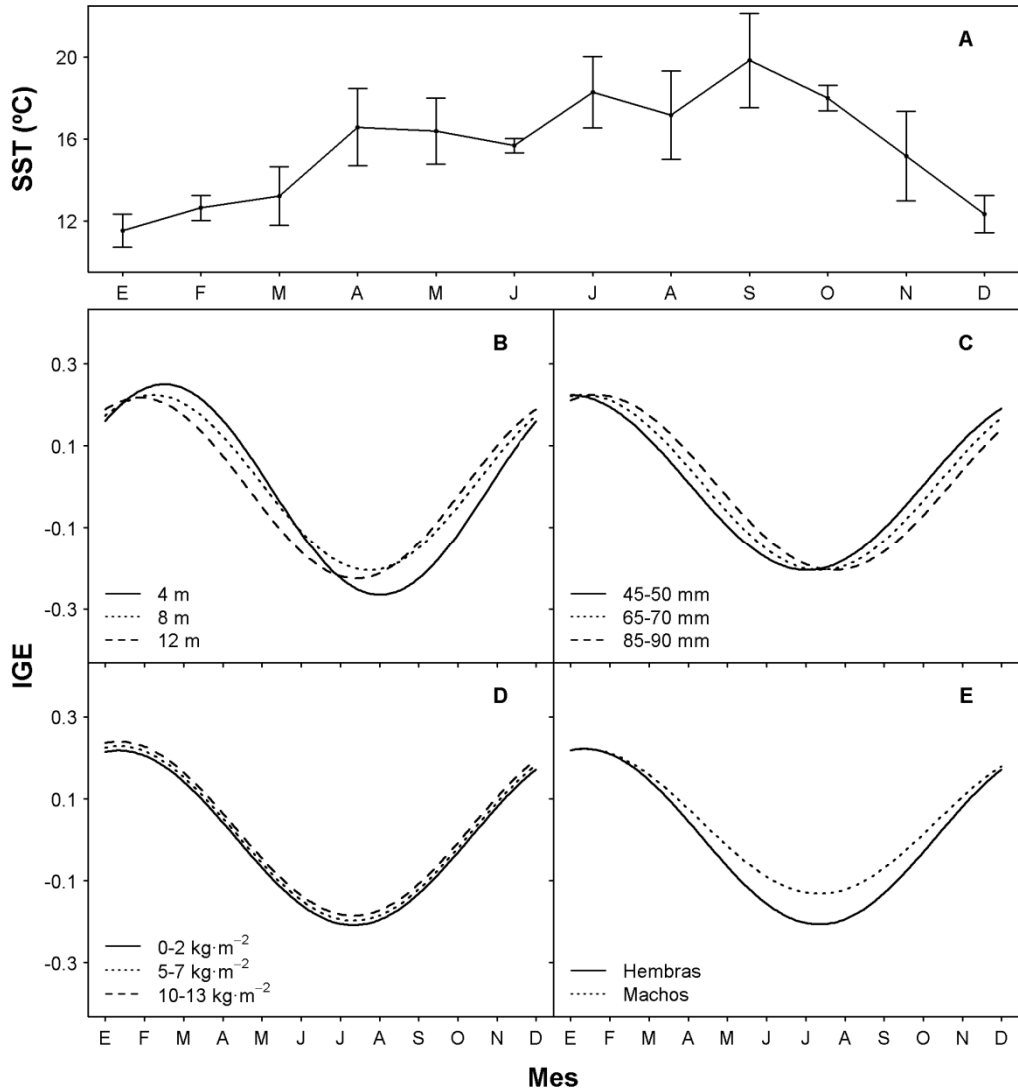


Fig. 5.5. Patrón estacional de la SST (temperatura superficial del agua) y su intervalo de confianza del 95% (A). Patrón temporal del índice gonadal estandarizado (IGE) para cada profundidad (B), diámetro de los erizos (C), densidad de biomasa (D), y sexo (E). Las curvas fueron estimadas a partir del modelo estadístico, variando en cada caso un único factor. Los valores que se tomaron de base fueron: Profundidad = 8m, Diámetro = 60 mm, Densidad = 3 kg·m⁻², Sexo = Hembra.

La profundidad afectó a los tres parámetros estimados del ciclo reproductivo (Tabla 5.2). La semi-amplitud del ciclo (β) fue máxima a 4 m, de modo que las diferencias en el IGE medio mensual fueron mayores en esta zona, llegando a alcanzar un valor de 0.52 ± 0.03 g (las diferencias máximas en el IGE mensual a 8 y 12 m fueron de 0.43 ± 0.06 y 0.44 ± 0.06 g, respectivamente). En cambio, el IGE medio anual (α) fue ligeramente superior en la zona de 8 m ($p = 0.03$), como resultado de un patrón temporal más estable. Los parámetros α y β no sufrieron diferencias significativas entre los individuos localizados a 8 y 12 m de profundidad ($p = 0.10$ y $p = 0.55$, respectivamente). Paralelamente, los erizos localizados en zonas profundas presentaron un adelanto de su ciclo reproductivo con respecto a sus congéneres más someros ($p < 0.01$). Así, el patrón temporal del IGE a 4 m mostró un retraso de 9.4 ± 3.0 días respecto al ciclo reproductivo de los erizos localizados a 8 m, y de 20.5 ± 3.0 días con respecto al de 12 m (Fig. 5.5-B).

Tabla 5.2. Parámetros del ciclo reproductivo de *P. lividus* estimados con el modelo mixto no lineal y sus errores estándar (SE). Se muestra también la desviación asociada a los efectos aleatorios y su matriz de correlación.

Efectos fijos	Estima	SE	t-valor	p-valor
α	-0.014	0.013	-1.068	0.286
Profundidad 8 m	0.017	0.008	2.116	0.034
Profundidad 12 m	0.004	0.008	0.432	0.666
Machos	0.035	0.004	8.996	< 0.001
Biomasa	0.002	0.001	2.385	0.017
β	0.258	0.017	15.171	< 0.001
Profundidad 8 m	-0.043	0.011	-3.861	< 0.001
Profundidad 12 m	-0.037	0.011	-3.190	0.001
Machos	-0.038	0.005	-6.884	< 0.001
ω	1.291	0.158	8.174	< 0.001
Profundidad 8 m	0.162	0.052	3.129	0.002
Profundidad 12 m	0.353	0.052	6.842	< 0.001
Diámetro	-0.009	0.002	-4.015	< 0.001
Efectos aleatorios	SE	Correlación		
α	0.033	α	β	
β	0.043	0.053		
ω	0.203	-0.068	-0.463	
Residual	0.220			

El diámetro de los erizos provocó el efecto contrario a la profundidad en el ciclo de desarrollo gonadal, de manera que se produjo un retraso de 5.1 ± 1.3 días por cada 10 mm que aumentaba el tamaño de los erizos (Fig. 5.5-C, Tabla 5.2). Es decir, la diferencia en el ciclo reproductivo entre los individuos más pequeños (40.8 mm) y los más grandes (96.0 mm) fue de 28.3 ± 7.1 días.

La densidad de biomasa sólo afectó al parámetro α del modelo ($p = 0.02$, Tabla 5.2), aumentando el IGE medio anual $2.2 \cdot 10^{-3} \pm 9.2 \cdot 10^{-4}$ g por cada kg de biomasa de erizos (Fig. 5.5-D). Este efecto positivo y lineal de la densidad indica que no existe competencia intraespecífica en los individuos localizados en las agregaciones, al menos a las densidades poblacionales estudiadas.

Finalmente, el IGE medio en machos fue 0.035 ± 0.004 g superior a las hembras ($p < 0.01$), quizá como consecuencia de un patrón temporal más estable, que no alcanzó mínimos tan bajos como en las hembras durante el verano (Fig. 5.5-E).

5.4. DISCUSIÓN

Estudiamos la dinámica reproductiva de *P. lividus* mediante la talla de primera madurez sexual y el ciclo reproductivo, analizando los factores que provocan variaciones espaciales a escala local.

La talla de madurez sexual de una población se define frecuentemente como la talla a la cual el 50% de los individuos son maduros. Sin embargo, esta definición no es única (Williams & Babcock 2005), y existe además una variedad de metodologías posibles para su cálculo. Así, la clasificación en individuos maduros o inmaduros puede basarse, por ejemplo, en análisis macroscópicos de las gónadas, cortes histológicos, o variaciones en el índice gonadal (Haya de la Sierra 1990, Saborido-Rey & Junquera 1998, Corgos & Freire 2006), y los procedimientos estadísticos realizados para estimar la talla también son variables (Trippel & Harvey 1991, Roa *et al.* 1999, Zhu *et al.* 2011). Debido a esto y a la variabilidad espacial que presenta la talla de madurez (Lozano *et al.* 1995), los estudios realizados en *P. lividus* muestran una variación de hasta 2 cm en el diámetro de inicio de la madurez sexual, el cual oscila entre 20 y 40 mm (Semroud & Kada 1987, Haya de la Sierra 1990, Sánchez-España *et al.* 2004). De acuerdo con esto, la talla de madurez estimada en este estudio es consistente con la información publicada previamente.

En este caso también hemos observado variabilidad espacial en la talla de madurez dentro de la zona de estudio. Las agregaciones de erizo generan protección frente a los depredadores o al oleaje (Pearse & Arch 1969, Freeman 2003, Vega-Suárez & Romero-Kutzner 2011), y suelen formarse en áreas con una buena calidad de hábitat, donde el alimento es abundante (Vadas *et al.* 1986, Unger & Lott 1994, Alvarado 2008). Los individuos que viven aislados carecen de estas ventajas, y podrían invertir inicialmente más energía en reproducción como una adaptación a unas tasas altas de mortalidad, dando lugar a una madurez precoz con respecto a las zonas de agregación de erizos. Este tipo de respuestas ante situaciones de estrés ya han sido documentadas en otros equinoideos (Dix 1970, Kenner & Lares 1991) y en *P. lividus* (Lozano *et al.* 1995).

Por su parte, el ciclo reproductivo de *P. lividus* fue estudiado a través del índice gonadal. La mayoría de los trabajos que analizan la variabilidad espacial y temporal de este indicador emplean modelos estadísticos lineales, como GLMs o ANOVAs (ej. Sellem & Guillou 2007, González-Irusta 2009, Hernández *et al.* 2011). Puesto que el patrón temporal del índice gonadal es un ciclo, su estudio mediante este tipo de modelos requiere de una variable temporal categórica con un determinado número de niveles (ej. los meses). Si además se pretende estudiar la variabilidad espacial del patrón temporal (como en nuestro caso), es necesario incluir una gran cantidad de interacciones entre las variables espaciales y cada uno de los niveles de la variable temporal. Como resultado, el modelo es difícil de interpretar, y la mayoría de los estudios se limitan a conocer el efecto que causan dichas variables sobre el índice gonadal medio anual.

El uso de modelos no lineales es una buena alternativa para estudiar la variabilidad temporal del índice gonadal. En este sentido, Ebert *et al.* (2012) desarrollaron recientemente una compleja ecuación matemática para representar el ciclo reproductivo del equinoideo *S. purpuratus*. La diferencia con el modelo empleado en este artículo radica en la naturaleza de los índices gonadales utilizados. Mientras que el IGE corrige ya los posibles sesgos debidos al crecimiento alométrico de la gónada (Ouréns *et al.* 2012), Ebert *et al.* (2012) incorporaron el efecto de la alometría en la propia ecuación. En cualquier caso, ambos modelos permitieron interpretar el efecto de las variables independientes sobre los distintos componentes del ciclo reproductivo, esto es, el índice gonadal medio anual, la amplitud y la fase del ciclo.

La estacionalidad del IGE en nuestra zona de estudio refleja un ciclo reproductivo anual, en el que el máximo desarrollo gonadal se alcanza en invierno, antes de que tenga lugar la puesta. En el verano las gónadas ya han liberado los gametos, y esto se traduce en unos IGE bajos, que volverán a aumentar a partir de septiembre, cuando las gónadas comiencen a almacenar nuevos nutrientes para la siguiente gametogénesis. Resultados similares han sido obtenidos en otras regiones de Galicia (Urgorri *et al.* 1994, Catoira 1995, Montero-Torreiro & García-Martínez 2003) y también de Europa y África (Byrne 1990, González-Irusta 2009, Garmendia *et al.* 2010, Ouréns *et al.* 2011, Arafa *et al.* 2012).

Este patrón general de reproducción puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y poblacionales a las que estén sometidos los individuos. Entre los factores estudiados aquí, la profundidad es uno de los más influyentes en el ciclo reproductivo. A pesar de que el IGE medio anual apenas varió con la profundidad, los individuos localizados en la zona somera parecen invertir más energía en la reproducción que los de zonas profundas, dada la gran variación que sufre el tamaño de sus gónadas a lo largo del ciclo. Según Walker *et al.* (2007), las gónadas alcanzan su tamaño máximo cuando la mayor parte del tejido gonadal está constituido por células fagocíticas que acumulan los nutrientes necesarios para la gametogénesis. Consecuentemente, el tamaño gonadal será mayor en aquellos hábitats donde el alimento sea abundante y de alta calidad nutritiva, como sucede en las zonas más someras (Keats *et al.* 1984, Rogers-Bennett *et al.* 1995, Guettaf *et al.* 2000, Ouréns *et al.* 2011).

Asimismo, la mayor disponibilidad de alimento en la zona de 4 m puede conducir a la formación de gametos de mayor calidad, con un gran aporte energético en forma de reservas nutritivas. Esto explicaría las gónadas residuales más pequeñas que se observan a 4 m después de la puesta. Siguiendo este mismo razonamiento, la diferente composición de los gametos (Unuma *et al.* 2003, Walker *et al.* 2007, Hagen *et al.* 2008) y su diferente contribución al aporte del peso gonadal, justifica las diferencias observadas en el IGE entre machos y hembras después de la puesta.

El modelo matemático que empleamos para representar el ciclo reproductivo asume ciclos simétricos, en los que la parte cóncava de la curva es reflejo de la parte convexa. En estos casos el parámetro ω del modelo representa el desfase entre ciclos, tal y como muestra la Fig.5.3. Sin embargo, si esta asunción no fuese cierta y los ciclos

fuesen asimétricos, el parámetro ω podría ser indicativo de las variaciones que se producen entre ciclos en la duración del periodo de acumulación de nutrientes o del periodo de puesta. Ésta podría ser la causa de la variabilidad producida por la profundidad y la talla de los individuos en la fase del ciclo en nuestro análisis. Por ejemplo, la mayor disponibilidad de alimento en la zona somera podría conducir a un periodo de acumulación de nutrientes más prolongado que en zonas profundas, y por tanto a un desfase entre ciclos. Igualmente, la menor tasa metabólica de los erizos de mayor tamaño (Fuji 1967, McPherson 1968), podría conducir a una acumulación más lenta de los nutrientes necesarios para la gametogénesis, y consecuentemente a un retraso en la puesta en relación a individuos de menor talla.

Finalmente, la densidad poblacional, que relacionamos en este caso al tipo de distribución espacial de los individuos (agregada/dispersa), produjo un aumento en el tamaño medio de las gónadas. Aunque este incremento fue muy leve, demuestra que no existe competencia intraespecífica por el alimento o el espacio a densidades altas ($18.5 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$). Las características particulares que se producen en las zonas de agregación de erizos y que ya fueron comentadas anteriormente (mayor disponibilidad de alimento, o protección frente a depredadores y al oleaje) pueden aumentar la capacidad de carga de este hábitat. De este modo, los individuos permanecen a altas densidades poblacionales sin que se produzca la relación inversa que ha sido observada entre el índice gonadal y la densidad poblacional en otros estudios donde las densidades fueron manipuladas (Tomas *et al.* 2005). Además, las densas agregaciones que forman los erizos no sólo favorecen la producción gonadal, sino que aumentan el éxito reproductivo al disminuir la distancia entre individuos (Pennington 1985, Levitan *et al.* 1992, Wahle & Peckham 1999). En este sentido, Levitan (1991) estimó que las tasas de fertilización de *Diadema antillarum* aumentaban de 7 a 40% cuando la densidad de los machos se incrementaba de 1 a $16 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. Un importante estudio para el futuro sería estimar el nivel de agregación mínimo que asegurara la fertilización de *P. lividus*.

En vista de los resultados, las condiciones ambientales y poblacionales repercuten en la estrategia vital de *P. lividus* y en la inversión energética que realizan en reproducción. De este modo, los erizos localizados en hábitats desfavorables poseen una menor talla de madurez sexual como una adaptación a las altas tasas de mortalidad, pero el tamaño gonadal será mayor en aquellas zonas con mejor calidad de hábitat. Igualmente, hemos observado que los erizos localizados a 4 m invierten

más energía en reproducción que los individuos situados en zonas más profundas, posiblemente como una respuesta a la disponibilidad de alimento. Este patrón es contrario al descrito por Ouréns *et al.* (2013) para el crecimiento somático en la zona de estudio, quienes encontraron individuos de mayor tamaño en zonas profundas. Patrones inversos entre reproducción y crecimiento también fueron encontrados por Turon *et al.* (1995), aunque en este caso la inversión en reproducción fue mayor en un hábitat con escasez de alimento y un alto hidrodinamismo.



RESUMEN

Este capítulo examina las ventajas e inconvenientes de las diversas metodologías que se emplean frecuentemente para estimar el crecimiento en equinoideos, y que abarcan desde estimaciones directas de la edad mediante la lectura de anillos de crecimiento, hasta análisis de frecuencias de tallas, y métodos de marca y recaptura. Se describen también los principales modelos matemáticos empleados para representar el crecimiento de estos organismos. Finalmente se revisan los estudios de crecimiento realizados hasta el momento en equinoideos y la metodología empleada en cada caso. Este capítulo puede considerarse como una introducción al capítulo siguiente, donde analizamos el crecimiento de *Paracentrotus lividus*.

Palabras clave: Crecimiento · Métodos · Edad · Modelos de crecimiento · Revisión de estudios · Equinoideos

6.1. INTRODUCCIÓN

El crecimiento en equinoideos se mide generalmente como el cambio que experimenta el diámetro del caparazón con el tiempo, fenómeno en el que intervienen diversos procesos de expansión, calcificación y producción de tejidos blandos (Ebert 2007).

El caparazón es un armazón rígido que resulta de la unión mediante fibras de colágeno de numerosas placas calcáreas u osículos, las cuales están recubiertas casi en su totalidad por epitelio. Su número es variable, y el caparazón de un individuo adulto puede contener centenares o millares de estas placas (Zachos 2009).

Cada placa individual es una estructura compleja, formada por una malla tridimensional de trabéculas de calcita, y en cuyo interior se dispone tejido mesodérmico (Pearse & Pearse 1975). El modo en cómo se fusionan las trabéculas individuales en este entramado confieren a los osículos unas formas características, que en general dan lugar a 3 regiones diferentes del esqueleto (Zachos 2009, Fig. 6.1):

- La corona, que constituye la mayor parte del caparazón. Está organizada en cinco series de placas ambulacrales que alternan con 5 series interambulacrales y que recorren el cuerpo desde la región oral (en contacto con el sustrato) hasta la aboral. Cada una de estas series está formada por dos columnas de placas ambulacrales o interambulacrales, según corresponda.
- Sistema apical, situado en la región aboral del individuo y compuesto por 5 placas ocelares, 4 genitales y 1 madreporito.
- Placas peristomiales y periproctales, situadas en las membranas que rodean la boca y el ano, respectivamente.

El crecimiento del caparazón tiene lugar por dos procesos distintos. En primer lugar, por la formación de nuevas placas ambulacrales e interambulacrales, que se crean alrededor de las placas ocelares (Fig. 6.1). De este modo, las placas más antiguas quedan situadas próximas a la región oral (Zachos 2009). Por otro lado, la adhesión de calcita en el borde de las placas ya existentes produce un aumento de su tamaño y consecuentemente del caparazón. Este crecimiento también ocurre principalmente en la región aboral, ya que las tasas de crecimiento son mayores en las placas jóvenes.

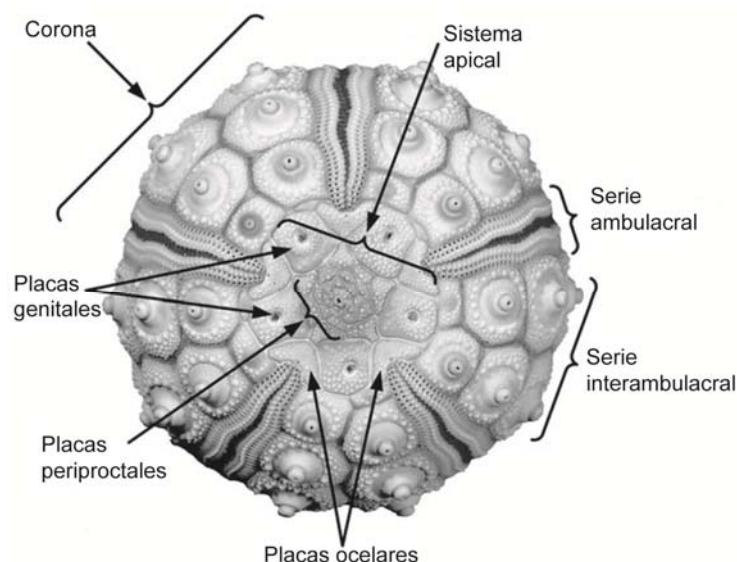


Fig.6.1. Terminología básica asociada al esqueleto de los equinoideos. En el ejemplo se observa la superficie aboral de un erizo regular (*Goniocidaris*). Se pueden observar nuevas placas interambulacrales en formación en la zona de unión de las placas genitales y ocelares. Figura tomada de Zachos (2009).

Del mismo modo, se han detectado casos de crecimiento negativo en equinoideos, donde la magnitud de decrecimiento puede alcanzar los 7 mm en 182 días (Levitan 1989). Este fenómeno puede originarse por la contracción de las trabéculas que conforman los osículos, aunque disminuciones del diámetro superiores a los 3 mm suelen estar ligados a procesos de reabsorción de la calcita (Ebert 2007).

Estas variaciones que sufren los erizos en su tamaño han sido estudiadas mediante diversas metodologías, cada una de las cuales tiene sus propias limitaciones.

6.2. MÉTODOS PARA ESTIMAR EL CRECIMIENTO EN EQUINOIDEOS

6.2.1. Seguimiento periódico de la talla

Consiste en realizar medidas sucesivas del diámetro en un grupo de individuos durante un periodo de tiempo. Para ello, los erizos se agrupan en clases de talla y se analiza la tasa media de crecimiento en cada una de ellas. De este modo, las tasas de crecimiento que se obtengan están asociadas a un tamaño determinado, pero no necesariamente a una edad. En casos de competencia intraespecífica es frecuente que individuos jóvenes de crecimiento rápido tengan un tamaño similar a individuos de mayor edad pero de crecimiento lento, compartiendo por tanto la misma clase de tallas.

(Grosjean *et al.* 1996). Esta mezcla de cohortes de edad genera sesgos en la estimación de los parámetros de crecimiento cuando existe una gran variación en el crecimiento individual (Sainsbury 1980, Smith *et al.* 1998).

Esta técnica es empleada generalmente en los estudios de crecimiento realizados en cultivo. La aplicación de esta metodología en el medio natural requiere del uso de jaulas para disgregar las diferentes clases de talla, o el uso de marcas que permitan identificar a los individuos de estudio en las sucesivas recapturas. Existe una gran variedad de marcas que pueden ser utilizadas, desde etiquetas externas (ej. marcas-T, discos Petersen), a internas (ej. placas metálicas), o dispositivos electrónicos (ej. marcas PIT -Passive Integrated Transponder-). En cualquier caso la marca debe de cumplir un requisito previo imprescindible: no puede interferir en el crecimiento natural del animal.

En especies de crecimiento lento como los equinoideos, la marca debe permanecer en el individuo un tiempo prolongado, por lo que aumentan las probabilidades de recuperar un bajo porcentaje de la población marcada. Debido a esto, pocos autores han utilizado esta técnica en estudios de crecimiento en medio natural (ej. Ebert 1968, Morgan *et al.* 2000).

6.2.2. Uso de marcadores químicos

Se trata de una variante del método anterior ya que en este caso también es necesario marcar a los individuos. No obstante, el procedimiento para estimar el crecimiento es totalmente diferente y por eso lo consideramos un método distinto. En este caso los individuos son marcados con antibióticos, como la tetraciclina o la calceína. Estos compuestos se adhieren a las zonas esqueléticas con calcificación activa, dando lugar a una marca fluorescente visible bajo luz UV (Fig. 6.2).

Esta marca permite cuantificar el crecimiento de la estructura esquelética desde el momento del marcado hasta la recaptura. A continuación, sólo se necesita establecer una relación biométrica entre el tamaño de dicha estructura y del soma para estimar el crecimiento somático.

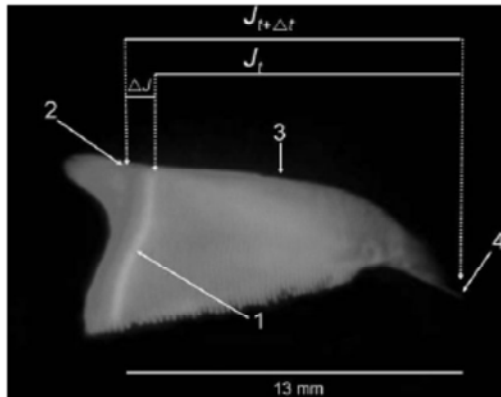


Fig. 6.2. Semipirámide del equinoideo *Heliocidaris erythrogramma* bajo luz UV. Se señala la marca de tetraciclina (1), la epífisis o extremo de la semipirámide (2), eje externo de la misma (3) y su parte oral (4). La marca fluorescente producida por la tetraciclina indica el tamaño de la mandíbula en el momento del marcado (J_t). El incremento de tamaño de la mandíbula después de 1 año (ΔJ) es medido desde la marca de tetraciclina en el eje externo hasta la epífisis de la estructura. Figura tomada de Pederson & Johnson (2008).

Además de las problemáticas descritas para el método anterior, estas marcas no se pueden detectar macroscópicamente y con luz natural, siendo necesario diseccionar una gran cantidad de animales para obtener un número mínimo de marcados. Para evitar esta mortalidad, muchos estudios depositan los erizos marcados en jaulas, evitando de esta manera la entrada de nuevos individuos y la pérdida de los marcados.

6.2.3. Análisis de frecuencia de tallas

Es un método indirecto para estimar el crecimiento y consiste en estudiar la progresión modal de la talla en un intervalo de tiempo amplio. Su principal asunción es que las cohortes de edad siguen una distribución normal y que pueden identificarse con la distribución de frecuencias de tallas (Fig. 6.3). Esta premisa fundamental todavía no ha sido validada en equinoideos (Grosjean *et al.* 1996), y su incumplimiento puede conducir a graves errores en la interpretación. Por ejemplo, en situaciones de competencia es frecuente que una cohorte sea multimodal, dando lugar a estimaciones incorrectas del crecimiento si cada moda es interpretada como una cohorte diferente.

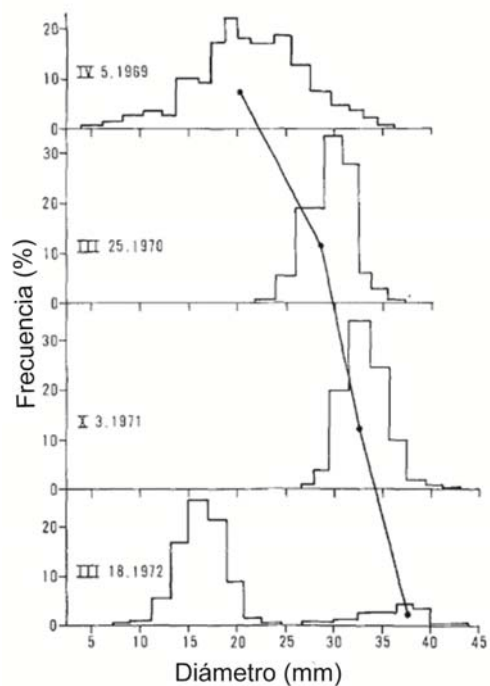


Fig. 6.3 Distribución de tallas e identificación de cohortes del equinoideo *Mellita grantii*. Figura tomada de Ebert & Dexter (1975).

La técnica puede ser sencilla en organismos de rápido crecimiento y que presentan un reclutamiento anual, ya que en estos casos las cohortes están muy separadas, y realizando un seguimiento temporal de la clase modal de las cohortes es posible estimar tasas medias de crecimiento. La situación es más compleja en especies de lento crecimiento o con periodos sucesivos de reclutamiento, ya que las cohortes de mayor edad se solapan y resulta difícil su identificación. Además, se requiere de un seguimiento prolongado en el tiempo para detectar el aumento de talla de las cohortes.

6.2.4. Lectura de los anillos de crecimiento

Es posible estimar la edad absoluta de algunos organismos mediante la lectura de los anillos de crecimiento que se depositan periódicamente en sus estructuras esqueléticas. Algunos ejemplos en el medio marino son las escamas y otolitos de los peces (ej. Waldron & Kerstan 2001, Hüssy *et al.* 2012), las valvas de los bivalvos (ej. Richardson & Walker 1991, Fiori & Morsán 2004), el esqueleto de los corales (ej. Goffredo *et al.* 2004, Caroselli *et al.* 2012) o los dientes de los mamíferos (ej. Goren *et al.* 1987, Dellabianca *et al.* 2012). La edad de los equinoideos también puede ser estimada mediante los anillos que se forman en las rótulas y en las semipirámides de la linterna de Aristóteles, en sus placas genitales, o en sus placas interambulacrales (ej. Brey 1991, Shelton *et al.* 2006, Pederson & Johnson 2008, Schuhbauer *et al.* 2010).

Los anillos se forman por las diferencias estructurales que sufren los osículos periódicamente. Como el crecimiento de los erizos es estacional, las trabéculas que conforman dichos osículos se van a depositar más o menos densas dependiendo de la tasa de crecimiento de cada momento (Pearse & Pearse 1975). Visualmente, este proceso genera una banda translúcida (oscura con luz reflejada) y una banda opaca (clara con luz reflejada) en cada anillo, correspondientes a periodos de crecimiento lento y rápido, respectivamente. Aparentemente, en el caso de *P. lividus*, las altas tasas de crecimiento se corresponden con los meses primaverales y estivales, mientras que el resto del año se forman las bandas translúcidas correspondientes a las bajas tasas de crecimiento (Sellem *et al.* 2000). Esta alternancia de bandas permite identificar los incrementos periódicos, y consecuentemente estimar la edad absoluta de los individuos (Fig. 6.4).

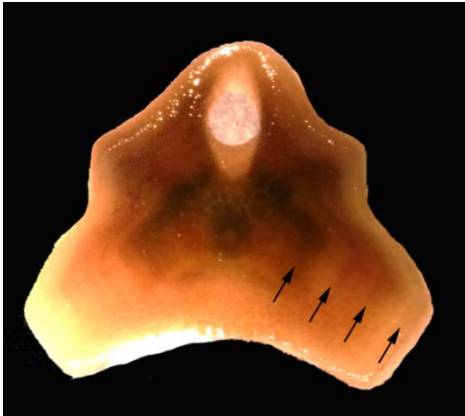


Fig. 6.4. Anillos de crecimiento en una placa genital de *P. lividus*. Se trata de un erizo de 50.4 mm y 4 años de edad. La parte central de la placa representa el momento de la metamorfosis.

Cada placa debe recibir su correspondiente tratamiento para poder ser leída. La técnica de Jensen (1969) y la de Moore (1935) son las más utilizadas, aunque existen diversas variantes. El protocolo de Jensen fue diseñado para la lectura de las placas interambulacrales y consiste en calentar las placas con la llama de un mechero de alcohol. Esta técnica parece más sencilla que la descrita por Moore, que consiste en el pulido de las placas genitales con lijas finas.

Antes de determinar la edad, es necesario comprobar que esta metodología es válida para la especie de estudio (Campana 2001, Cailliet & Andrews 2008). Por un lado, la estructura a examinar debe contener la secuencia completa de anillos formados a lo largo de la vida del animal. Las placas genitales se forman al inicio de la ontogenia del individuo, y por tanto contienen todos los anillos de crecimiento. No sucede lo mismo con las placas interambulacrales, las cuales se van formando en diferentes periodos de la ontogenia, y sólo las placas situadas en la región oral contienen la totalidad de los anillos (Azzolina 1988). Frecuentemente los estudios que emplean estas placas examinan toda una serie interambulacral, detectando así la placa de más edad.

Por otra parte, para estimar la edad absoluta del individuo es necesario conocer la edad a la que se forma el primer anillo y la periodicidad con la que se depositan los sucesivos (Campana 2001). Además, el patrón de formación de anillos puede ser dependiente de la edad, y por tanto debería validarse el método para todo el rango de tallas (Beamish & McFarlane 1983, Campana 2001).

Desafortunadamente, el proceso de datación no está exento de error aunque se valide el método. La subjetividad asociada a la preparación de las muestras y a su interpretación puede dar lugar a diferentes lecturas entre investigadores, incluso empleando las mismas preparaciones. Este error afecta por tanto a la precisión de la lectura y debe ser cuantificado (Campana 2001).

6.3. MODELOS DE CRECIMIENTO

Con las técnicas anteriores es posible establecer una relación talla-edad (ya sea edad relativa o absoluta) para cada individuo. Sin embargo, es posible dar un paso más en el estudio del crecimiento al ajustar una curva teórica que represente el tamaño medio de un individuo de la población a diferentes edades. Con este propósito se han desarrollado una gran diversidad de funciones, y cada una de ellas está asociada a una serie de premisas.

Algunos modelos, como el logístico o el de Gompertz, fueron diseñados para simular el crecimiento de una población, aunque con el tiempo fueron aplicados también al crecimiento individual. Estas funciones presentan una forma sigmoidea, con una asíntota inferior y superior: inicialmente existe un núcleo de población que incrementa su tamaño con el tiempo. Cuando la población se aproxima a su capacidad máxima de carga, el crecimiento disminuye progresivamente hasta finalmente detenerse.

Sin embargo, el crecimiento somático puede ser modelado mediante funciones que pasan por el origen, ya que las dimensiones del individuo a tiempo cero son con frecuencia insignificantes con respecto a las dimensiones finales (Jolicoeur 1985). Por lo tanto, las funciones diseñadas específicamente para reflejar el crecimiento individual pueden carecer de asíntota inferior (ej. von Bertalanffy). Igualmente, se han detectado casos donde los organismos mueren antes de alcanzar su tamaño máximo, de manera que para el rango de tallas presente en la naturaleza no se observa un crecimiento asintótico. Consecuentemente, también se han diseñado modelos de crecimiento ilimitado que reflejan este patrón (ej. Tanaka).

No existe un modelo de crecimiento único adecuado (Ebert & Russell 1993), y en muchos trabajos la elección de la función ha sido una cuestión personal. Sin embargo, es aconsejable comparar (ya sea gráficamente o cuantitativamente mediante algún criterio estadístico) una variedad de modelos, y seleccionar a continuación el que mejor se ajuste al caso de estudio.

Las funciones de crecimiento más utilizadas en equinoideos son las siguientes:

6.3.1. Modelo de crecimiento logístico (Verhulst 1838)

Esta función fue desarrollada por Verhulst (1838) para modelar el crecimiento de una población estable. Verhulst consideraba que las poblaciones no crecían de forma

indefinida, sino que llegaban a un nivel de saturación, conocido típicamente como capacidad de carga, donde el crecimiento se detenía. Este modelo fue también incorporado al estudio del crecimiento somático de los individuos, donde la capacidad de carga es interpretada como una dimensión física limitante, aquí denominada L_{∞} :

$$L(t) = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{-K(t-t_0)}}$$

$L(t)$ representa el tamaño del animal a tiempo t , L_{∞} es el tamaño máximo que alcanza de media el animal, t_0 es la edad del organismo cuando la tasa de crecimiento es máxima, y K es la tasa instantánea de crecimiento, que determina la velocidad con la que se alcanza una talla determinada.

La curva tiene cuatro fases (Fig. 6.5): un crecimiento inicial exponencial donde la tasa de crecimiento es proporcional al tamaño del individuo, un crecimiento lineal, una reducción del crecimiento y finalmente un cese total del crecimiento. Se trata de una función sigmoidea que presenta una asíntota horizontal en $L(t) = L_{\infty}$ y otra en $L(t) = 0$. La curva logística tiene forma de S simétrica, y consecuentemente el punto de inflexión de la curva se localiza aproximadamente en $(t_0, L_{\infty}/2)$.

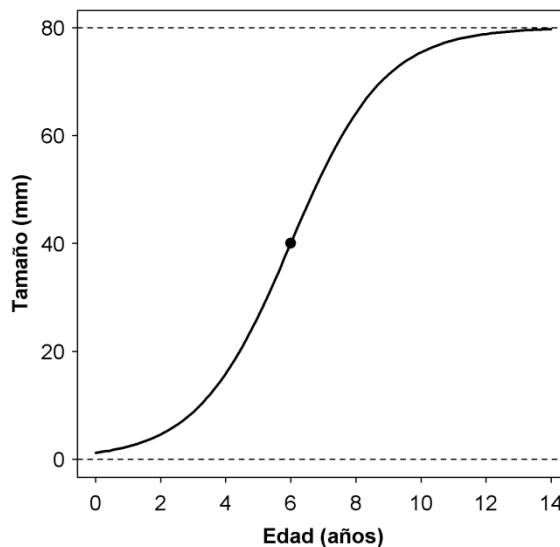


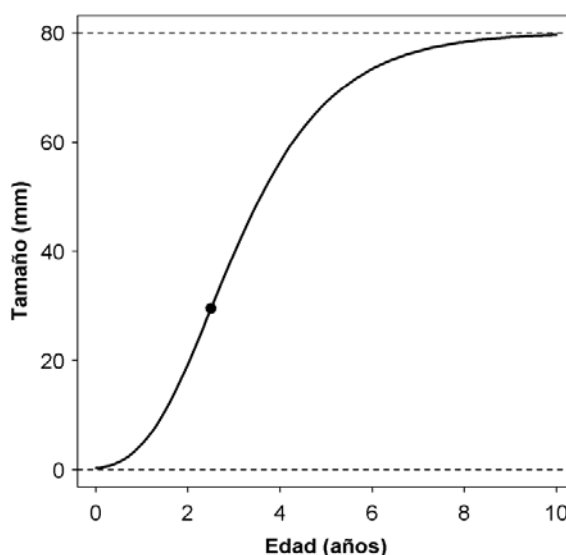
Fig. 6.5. Ejemplo de una curva logística. En este caso $L_{\infty} = 80$, $K = 0.7$, $t_0 = 6$. Las líneas discontinuas representan las dos asíntotas del modelo. El punto de inflexión (•) se produce en $(t_0, L_{\infty}/2)$, donde la tasa de crecimiento es máxima.

6.3.2. Modelo de crecimiento de Gompertz (Gompertz 1825)

La ecuación de Gompertz fue diseñada por primera vez para describir el crecimiento poblacional de células tumorales, y se caracteriza por presentar una tasa de crecimiento que disminuye exponencialmente con la edad. La curva puede ser expresada de la forma:

$$L(t) = L_{\infty} \cdot e^{-e^{-K(t-t_0)}}$$

Al igual que el modelo anterior, la función produce una curva sigmoidea con dos asíntotas en $L(t) = L_{\infty}$ y $L(t) = 0$. Sin embargo, la curva es asimétrica en este caso, ya que el punto de inflexión no se produce en mitad de la curva, sino que tiene lugar cuando el individuo alcanza aproximadamente el 37 % de su tamaño máximo (Winsor 1932).



Comparada con la función logística, la curva de Gompertz muestra un crecimiento inicial más rápido, seguido de un gran periodo de crecimiento lineal, y finalmente una lenta aproximación al valor asintótico (Fig. 6.6).

Fig. 6.6. Ejemplo de una curva de Gompertz. En este caso $L_{\infty} = 80$, $K = 0.7$, $t_0 = 2.5$. Las líneas discontinuas representan las dos asíntotas del modelo. El punto de inflexión (*) se produce antes que en el modelo logístico, aproximadamente en $(t_0, L_{\infty} \cdot 0.37)$.

6.3.3. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1938)

Fue el primer modelo diseñado específicamente para estudiar el crecimiento somático en peces. El modelo parte de que el crecimiento, o tasa de cambio en la masa corporal, es el balance energético de las reacciones anabólicas y catabólicas que ocurren en el organismo:

$$\frac{dw}{dt} = H \cdot w^d - k \cdot w^m$$

Donde dw/dt es la tasa de crecimiento, w es el peso del animal, H y k son dos constantes asociadas al anabolismo y catabolismo, respectivamente; y d y m son dos parámetros que describen la alometría del peso con la producción y el consumo de energía, respectivamente.

La integración de esta ecuación puede realizarse de modo que d y m puedan tomar cualquier valor dentro de un rango. Esto daría lugar a la ecuación generalizada de von Bertalanffy (Essington *et al.* 2001):

$$W(t) = W_{\infty} [1 - e^{-K \cdot (1-d) \cdot (t-t_0)}]^{1/d}$$

Sin embargo, frecuentemente se utiliza la curva especializada de von Bertalanffy, donde d y m toman unos valores fijos que simplifican los cálculos numéricos. Von Bertalanffy (1938) asumió que el catabolismo es proporcional al peso del individuo, y por tanto $m = 1$. De modo similar, el anabolismo en peces es proporcional a la respiración, y por tanto, a la superficie corporal. En un caso de isometría, la superficie corporal es la potencia $2/3$ del peso, y por tanto $d = 2/3$.

Bajo estas condiciones, la ecuación diferencial anterior daría lugar a:

$$W(t) = W_{\infty} \cdot (1 - e^{-K \cdot (t-t_0)})^3$$

Suponiendo que el peso es la potencia cúbica de una dimensión lineal, la ecuación puede ser expresada como:

$$L(t) = L_{\infty} \cdot (1 - e^{-K \cdot (t-t_0)})$$

Estas funciones presentan una disminución lineal de la tasa de crecimiento con el tamaño del individuo. Cabe resaltar que en este caso t_0 representa la edad hipotética que tendría el individuo a una talla igual a cero, mientras que la interpretación de K y L_{∞} es la misma que en los modelos anteriores.

En la Fig. 6.7 se observa que el crecimiento en longitud carece de punto de inflexión: el crecimiento es rápido en las fases iniciales, hasta que llega a una edad en la que comienza a disminuir gradualmente antes de detenerse.

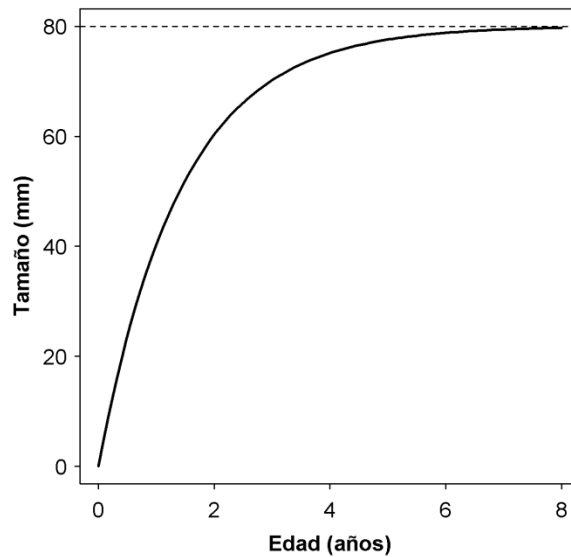


Fig. 6.7. Ejemplo de una curva de von Bertalanffy, donde el tamaño representa una medida unidimensional del animal. En este caso $L_{\infty} = 80$, $K = 0.7$, $t_0 = 0$. El modelo carece de punto de inflexión y la línea discontinua representa la asíntota superior de la curva.

6.3.4. Modelo de crecimiento de Richards (Richards 1959)

Richards (1959) diseñó un modelo de crecimiento muy flexible mediante una función de 4 parámetros:

$$L(t) = L_{\infty} \cdot \left(1 + \frac{1}{n} e^{-k \cdot (t-t_0)}\right)^{-n}$$

La gran flexibilidad de la curva viene dada por la inclusión de un parámetro adicional, n , a la función logística. Dependiendo del valor de este parámetro, la función puede ser o no sigmoidea (Fig. 6.8). En los casos en los que $n = -1$ el modelo se reduciría al descrito por von Bertalanffy, si $n = 1$ el modelo coincide con el logístico, y cuando $|n| \rightarrow \infty$ el modelo se aproxima al de Gompertz (Ebert & Russell 1993).

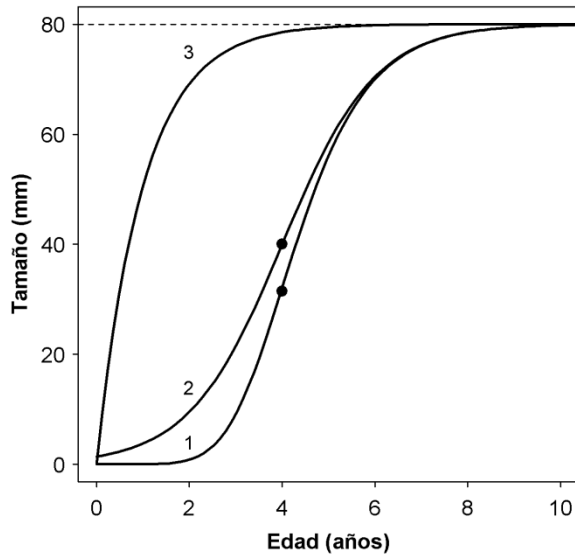


Fig. 6.8. Ejemplos de la curva de Richards con diferentes valores de n . La curva 3 es análoga a la de von Bertalanffy ($n = -1$, $t_0 = 0$) y la 2 a la logística ($n = 1$, $t_0 = 4$). Tanto la curva 1 ($n = 5$, $t_0 = 4$) como la 2 poseen un punto de inflexión (*). En todos los casos $L_\infty = 80$ y $K = 1$.

6.3.5. Modelo de crecimiento de Jolicoeur (Jolicoeur 1985)

Las curvas de crecimiento definidas hasta el momento son sólo válidas para especies que presentan un crecimiento limitado. Sin embargo, se han observado casos donde el crecimiento del individuo se ralentiza con el tiempo, pero no llega nunca a detenerse (Jolicoeur 1985). Estos organismos mueren antes de alcanzar su tamaño máximo, y por tanto el crecimiento es ilimitado para el rango de datos. Jolicoeur (1985) trató de definir una curva flexible que se ajustase a los dos tipos de crecimiento. Para ello sustituyó el tiempo en la ecuación logística por su logaritmo natural:

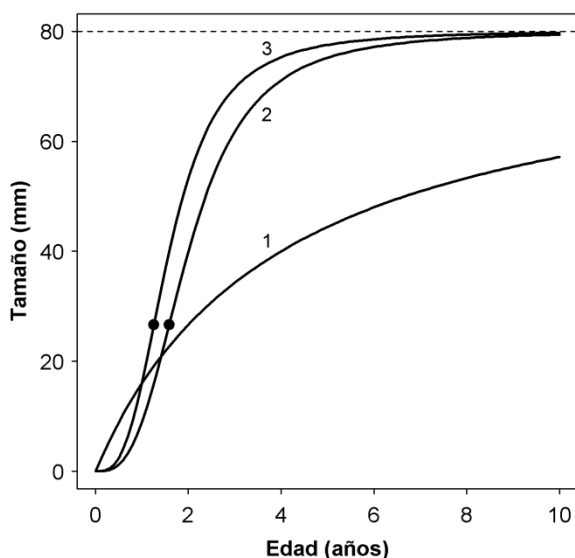
$$L(t) = \frac{L_\infty}{1 + b \cdot t^{-m}}$$

Donde $b = \frac{L_0 - L_\infty}{L_0}$, siendo L_0 el tamaño del individuo en el momento del asentamiento.

La forma de la curva está determinada por el exponente m , de manera que $m > 1$ produce una curva sigmoidea cuyo punto de inflexión se sitúa entre 0 y $L_\infty / 2$ en el eje de ordenadas, dependiendo del valor de b . La curva es más flexible que la logística o la de Gompertz, cuyos puntos de inflexión se sitúan en una fracción determinada del valor asintótico. Cuando $m \leq 1$ la curva pierde su forma sigmoidea, semejándose a la ecuación de von Bertalanffy. En organismos que presentan un crecimiento ilimitado y $m < 1$, la curva exhibe un crecimiento ilimitado para el rango de datos, ya que el

tamaño máximo es muy superior a los valores que se observan en la naturaleza (Fig.6.9).

Fig. 6.9. Ejemplos de la curva de Jolicoeur, con $L_{\infty} = 80$ en todos los casos. La curva 1 carece de punto de inflexión ($m = 1$, $b = 4$) y muestra un crecimiento ilimitado para el rango de datos. La curva 2 ($b = 8$, $m = 3$) y 3 ($b = 4$, $m = 3$) difieren en el valor de b , y ambas muestran un punto de inflexión (\bullet). La línea discontinua representa la asíntota superior.



6.3.6. Modelo de crecimiento de Tanaka (Tanaka 1982, 1988)

Tanaka diseñó una ecuación de 4 parámetros para representar un modelo de crecimiento ilimitado. A diferencia de las curvas anteriores, ésta carece de asíntota superior y se caracteriza por presentar un periodo inicial de crecimiento exponencial, seguido por un periodo indefinido de crecimiento lento (Fig. 6.10). La función presenta por tanto un punto de inflexión en tallas intermedias, donde la tasa de crecimiento es máxima.

Esta función, conocida como ALOG, tiene la forma:

$$L(t) = \frac{1}{\sqrt{f}} \cdot \ln \left| 2 \cdot f \cdot (t - t_0) + 2 \cdot \sqrt{f^2 \cdot (t - t_0)^2 + f \cdot a} \right| + d$$

Donde a es un parámetro relacionado con la tasa máxima de crecimiento, la cual es aproximadamente $1/\sqrt{a}$; t_0 se corresponde con la edad de máximo crecimiento; f es una medida del cambio que sufre la tasa de crecimiento, de manera que un valor alto de f implica una tasa de cambio alta. Por su parte, d es una constante que surge de

integrar la tasa de crecimiento. Se relaciona con el tamaño corporal, de forma que cuanto mayor es d , mayor es el tamaño del organismo.

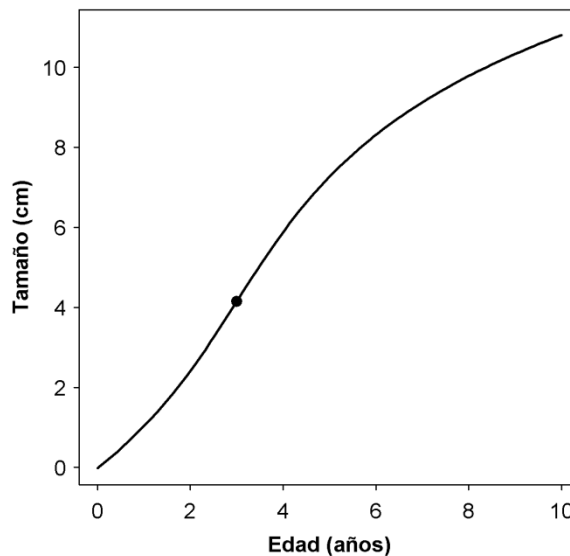


Fig. 6.10. Ejemplo de una curva de Tanaka, con $f = 0.1$, $a = 0.3$, $t_0 = 3$, $d = 7.5$. El punto (*) representa el punto de inflexión, donde la tasa de crecimiento es máxima.

La tasa de crecimiento puede escribirse como:

$$dy/dt = 1/\sqrt{f \cdot (t - t_0)^2 + a}$$

Es positiva en todo el rango de datos, aunque se aproxima a 0 cuando $t \rightarrow \infty$.

Cuando $t = t_0$ se produce la tasa máxima de crecimiento ($1/\sqrt{a}$), y la curva exhibe una simetría en las proximidades de t_0 .

6.4. REVISIÓN DE LOS ESTUDIOS DE CRECIMIENTO EN EQUINOIDEOS

La Tabla 6.1 resume las metodologías empleadas para estimar el crecimiento en equinoideos, así como los modelos de crecimiento empleados y el criterio de su selección. Se trata de una actualización de las revisiones realizadas por Grosjean (2001) y Flores *et al.* (2010) en la que ampliamos el número de referencias bibliográficas y recuperamos datos de interés sobre algunos de los estudios ya registrados en las revisiones anteriores. La tabla incluye 68 trabajos de investigación (artículos científicos, tesis, o informes técnicos) referentes a 39 especies de

equinoideos. Estos trabajos abarcan 86 estudios, si consideramos un estudio como el análisis de crecimiento que se hizo de forma independiente para cada especie en un trabajo. Sólo fueron considerados aquellos estudios en los que se ajustaba un modelo matemático de crecimiento.

Para el 62% de las especies revisadas sólo encontramos un trabajo que analizase su crecimiento (Fig. 6.11). El número de estudios fue muy superior en *P. lividus* (12 estudios), *Strongylocentrotus franciscanus* (12 estudios) y *Strongylocentrotus droebachiensis* (8 estudios). Esta diferencia en el número de estudios radica en la importancia económica de algunas de las especies, y en la diferente capacidad científica de los países por los que se distribuyen las especies. Así, sólo hemos identificado 4 estudios que modelasen el crecimiento de *Loxechinus albus*, especie endémica de Chile y Perú (Vásquez 2007), y principal equinoideo consumido a nivel mundial. Estos 4 trabajos son relativamente recientes, siendo la fecha de publicación más antigua de 1995 (Tabla 6.1).

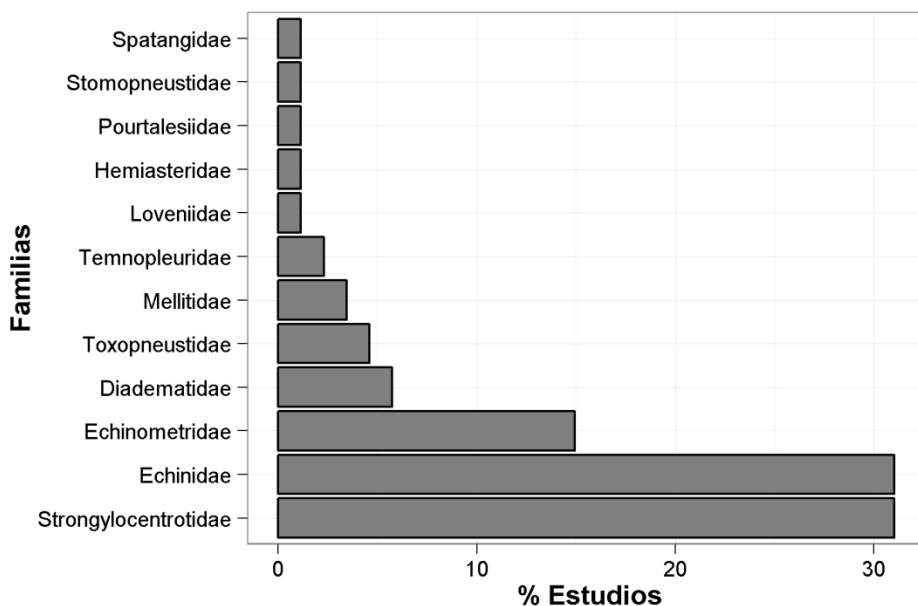


Fig. 6.11. Porcentaje de estudios de crecimiento revisados para cada familia de equinoideos.

Tabla 6. 1. Revisión de los estudios de crecimiento en equinoideos. Estimación del crecimiento: ACG (anillos de crecimiento en placa genital), ACI (anillos de crecimiento en placa interambulacral), ACS (anillos de crecimiento en semipirámide), ACR (anillos de crecimiento en rótula), MQ (marcadores químicos), MSC (medidas sucesivas en estudios en cultivo), MSN (medidas sucesivas en medio natural), FT (frecuencia de tallas). Criterio de selección del modelo ajustado: AG (ajuste gráfico), CE (criterio estadístico), PP (preferencia personal). Se muestran los modelos de crecimiento ajustados y en negrita se señala el finalmente seleccionado como mejor.

Especie	Estimación del crecimiento		Criterio de selección	Referencia
Familia Diadematae				
<i>Centrostephanus rodgersi</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
	MQ	Logístico inverso	PP	Ling et al. (2009)
<i>Diadema setosum</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1980)
	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
<i>Echinotrix diadema</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
Familia Echinidae				
<i>Echinus acutus</i> var. <i>norvegicus</i>	ACG	Von Bertalanffy, Gompertz , Logístico	PP	Gage et al. (1986)
	ACG	Logístico	PP	Sime & Cranmer (1985)
<i>Echinus affinis</i>	ACG	Von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Richards, Preece-Baines	CE	Gage & Tyler (1985)
<i>Echinus elegans</i>	ACG	Von Bertalanffy, Gompertz , Logístico	PP	Gage et al. (1986)
<i>Echinus esculentus</i>	ACG	Von Bertalanffy	PP	Gage (1992)
	ACG	Logístico	PP	Nichols et al. (1985b)
	ACG	Logístico	PP	Sime & Cranmer (1985)
<i>Loxechinus albus</i>	ACG	Von Bertalanffy	PP	Barahona et al. (2003)
	ACG	Von Bertalanffy, Richards, Schnute, Tanaka, lineal	CE	Flores (2009)
	ACG	Von Bertalanffy	PP	Gebauer & Moreno (1995)
	ACG	Von Bertalanffy	CE	Schulbauer et al. (2010)
<i>Paracentrotus lividus</i>	ACI	Von Bertalanffy	PP	Allain (1978)
	ACI, MSC	Von Bertalanffy , Gompertz	CE	Azzolina (1988)
	MSC	Gompertz , Von Bertalanffy	CE	Cellario & Fenaux (1990)
	FT	Logístico	PP	Fenaux et al. (1987)
	MSC	Von Bertalanffy	PP	Fernandez & Pergent (1998)
	FT	Von Bertalanffy , Logístico, Gompertz, Richards, Von Bertalanffy estacional	AG	González-Irujo (2009)
	MSC	Von Bertalanffy, Gompertz, Logístico, Logístico 4-p, Weibull, modelo propio	AG,CE	Grosjean (2001)
	ACI	Logístico	PP	Haya de la Sierra (1990)

(Continuación Tabla 6.1)

Especie	Estimación del crecimiento	Modelos de crecimiento	Criterio de selección	Referencia
<i>Paracentrotus lividus</i>	ACG	Tanaka , Von Bertalanffy, Logístico, Gompertz, Richards, Jolicoeur	CE	Ouréns et al. (2013)
	ACI	Von Bertalanffy	PP	Sellem et al. (2000)
	FT	Von Bertalanffy	PP	Tomsic et al. (2010)
	ACI, FT	Gompertz , Richards, Logístico	CE	Turon et al. (1995)
<i>Psammecinus miliaris</i>	ACI	Von Bertalanffy	PP	Allain (1978)
	ACI	Von Bertalanffy	PP	Gage (1991)
<i>Sterechnus antarcticus</i>	ACS	Von Bertalanffy , Gompertz, Logístico	CE	Brey (1991)
<i>Sterechnus neunayeri</i>	ACS	Schnute	PP	Brey et al. (1995)
Familia Echinometridae				
<i>Anthodardis crassispina</i>	ACG	Von Bertalanffy	PP	Chiu (1990)
	MQ	Tanaka , Richards, Von Bertalanffy, Jolicoeur, Logístico, Logístico inverso, Gompertz, Gaussiano	CE	Lau et al. (2011)
<i>Colobocentrotus atratus</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
<i>Echinometra lucunter lucunter</i>	MQ	Tanaka	PP	Ebert et al. (2008)
<i>Echinometra mathaei</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
	ACS	Richards , von Bertalanffy	CE	Ebert (1988)
<i>Echinometra oblonga</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
<i>Evechinus chloroticus</i>	MQ, MSC	Richards , Von Bertalanffy, Jolicoeur, Tanaka	CE, AG	Lamare & Mladenov (2000)
	MQ	Von Bertalanffy con L variable , Von Bertalanffy, Richards	CE	Wing et al. (2003)
<i>Helicoidaris erythrogramma</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
<i>Heterocentrotus mammillatus</i>	MQ	Richards	PP	Pederson & Johnson (2008)
<i>Heterocentrotus trigonarius</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
<i>Hemaster expergitus</i>	ACI	Von Bertalanffy , Gompertz, Logístico	CE, AG	Ebert (1982)
<i>Echinocardium pennatiffidum</i>	ACI	Logístico , Von Bertalanffy, Gompertz	CE, AG	Gage (1987)
<i>Encope grandis</i>	FT	Von Bertalanffy	PP	Ebert & Dexter (1975)
<i>Meilita grantii</i>	FT	Von Bertalanffy	PP	Ebert & Dexter (1975)
<i>Meilita quinquesperforata</i>	FT	Von Bertalanffy	PP	Lane & Lawrence (1980)
<i>Echinostigma phiale</i>	ACI	Gompertz , Von Bertalanffy, Logístico	CE, AG	Gage (1987)
<i>Spatangus purpureus</i>	ACI	Gompertz , Von Bertalanffy, Logístico	CE, AG	Gage (1987)
<i>Stomopneustes variolaris</i>	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
<i>Allocentrotus fragilis</i>	FT	Von Bertalanffy	PP	Sumich & McCauley (1973)
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	ACI	Richards	PP	Blicher et al. (2007)
	ACR	Logístico	PP	Brady & Schneibling (2006)
	MSN	Von Bertalanffy	PP	Hagen (1996b)

(Continuación Tabla 6.1)

Especie	Estimación del crecimiento	Modelos de crecimiento	Criterio de selección	Referencia
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	ACR	Logístico	PP	Meidel & Scheibling (1998b)
	FT	Von Bertalanffy	PP	Munk (1992)
	MQ	Tanaka	PP	Russell (2000)
	MQ	Tanaka	PP	Russell et al. (1998)
	ACI	Von Bertalanffy	PP	Vadas et al. (2002)
<i>Strongylocentrotus franciscanus</i>	ACI	Richards	PP	Ebert & Russell (1992)
	MQ	Richards, Tanaka , Jolicoeur	AG	Ebert & Russell (1993)
	MQ	Tanaka	PP	Ebert & Southon (2003)
	MQ	Von Bertalanffy	PP	Ebert (1977)
	MQ	Tanaka	PP	Ebert (1998)
	MQ	Tanaka	PP	Ebert et al. (1999)
	MSN	Von Bertalanffy	PP	Morgan et al. (2000)
	MSN, MSC	Von Bertalanffy	PP	Palleiro-Nayar et al. (2009)
	MSN, MQ	Logístico , Von Bertalanffy, Richards, Gaussiano, Tanaka, Ricker	CE	Rogers-Bennett et al. (2003)
	ACR	Von Bertalanffy, Richards, Tanaka , Jolicoeur	CE	Shelton et al. (2006)
<i>Strongylocentrotus intermedius</i>	FT, MSC	Von Bertalanffy	PP	Smith et al. (1998)
	MQ	Tanaka , Logístico	CE	Zhang et al. (2008)
	FT, MSC	Von Bertalanffy , Gompertz, Robertson	AG	Fuji (1967)
	MQ	Von Bertalanffy	PP	Ebert (1977)
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	MQ	Tanaka, Richards	AG	Ebert (2010)
	MQ	Tanaka	AG	Grupe (2006)
	MQ	Richards	PP	Kenner (1992)
	MQ	Richards	PP	Russell (1987)
	MQ	Von Bertalanffy , Richards	PP	Kirby et al. (2006)
	MQ	Richards	PP	Ebert (1982)
	MQ	Richards	PP	Jordana et al. (1997)
<i>Sphaerechinus huttoni</i>	MQ	Richards	PP	Lumingas & Guillou (1994)
<i>Salmacis b eilli</i>	ACI	Von Bertalanffy	PP	Soualili et al. (1999)
<i>Sphaerechinus granularis</i>	ACI	Von Bertalanffy	PP	
<i>Sphaerechinus granularis</i>	ACI	Von Bertalanffy	PP	
<i>Trpneustes gratilla elatensis</i>	FT, MSC	Von Bertalanffy, Johnson , Gompertz, Logístico	AG, CE	Dafni (1992)

El 41% de los estudios revisados estimaron el crecimiento mediante la lectura de anillos, en ocasiones utilizando otra metodología de forma paralela (Fig. 6.12). Las placas genitales y las interambulacrales fueron las estructuras más empleadas para estimar la edad, mientras que los elementos esqueléticos de la linterna de Aristóteles sólo fueron empleados en 6 de los 35 estudios que emplearon esta metodología.

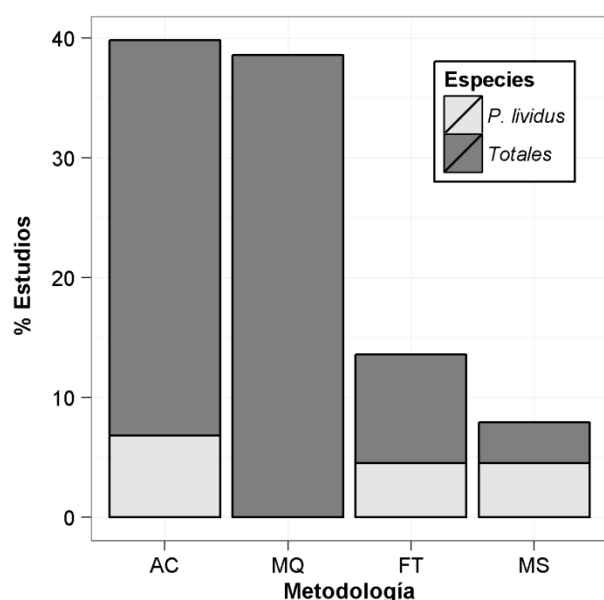


Fig. 6.12. Porcentaje de estudios que emplearon marcadores químicos (MQ), lecturas de los anillos de crecimiento (AC), frecuencia de tallas (FT) y medidas sucesivas del tamaño (MS) para estimar el crecimiento en equinoideos y en *P. lividus* en particular.

El uso de compuestos químicos también es un método muy frecuente para estimar el crecimiento, y ha sido empleado en el 39% de los estudios revisados, en ocasiones también de forma paralela a otras metodologías. Este alto porcentaje se debe en parte a que 25 de los 34 estudios que emplean esta metodología fueron realizados por los mismos autores, M.P. Russell o T.A. Ebert.

En *P. lividus*, sin embargo, no localizamos ningún trabajo que emplease marcadores químicos para estudiar el crecimiento (Fig. 6.12). Concretamente las metodologías más habituales para esta especie fueron la lectura de anillos en las placas interambulacrales (5 estudios), el seguimiento de la talla en experimentos en cultivo (4 estudios) y el análisis de frecuencia de tallas (4 estudios).

No existe una relación directa entre la especie y el modelo de crecimiento, y una gran diversidad de funciones han sido ajustadas para cada especie. El modelo de von Bertalanffy ha sido el más utilizado (38% de los estudios), seguido por el de Richards (23%) y el de Tanaka (14%). Sin embargo, solamente 25 de los 86 estudios revisados

compararon un mínimo de 2 modelos para seleccionar el que mejor se ajustaba a los datos. Considerando únicamente estos trabajos se observa que las diferencias en el uso de modelos se minimizan (Fig. 6.13), de manera que el 28% de los estudios obtuvieron un mejor ajuste con el modelo de von Bertalanffy, el 20% con el de Tanaka y el 16% con el modelo de Gompertz. En el caso de *P. lividus*, solamente 6 trabajos realizaron una selección objetiva de la curva de crecimiento (esto es, comparación de modelos mediante algún criterio estadístico o gráfico), y al igual que en las demás especies, ningún modelo prevaleció sobre otro (Fig. 6.13).

Debido a la gran diversidad de modelos que se ajustan a una especie, la comparación de estudios sólo es posible mediante las relaciones talla-edad que predicen dichos modelos o mediante los datos brutos. Los estudios sobre *P. lividus* citados en la Tabla 6.1 presentaron unas relaciones talla-edad muy dispares, y se requieren nuevas investigaciones que traten de explicar esta variabilidad espacial.

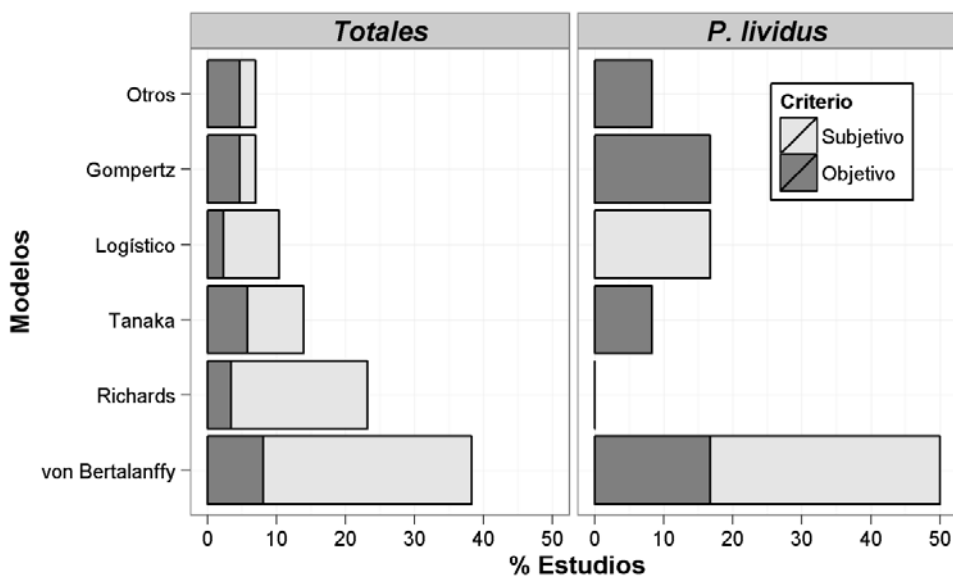
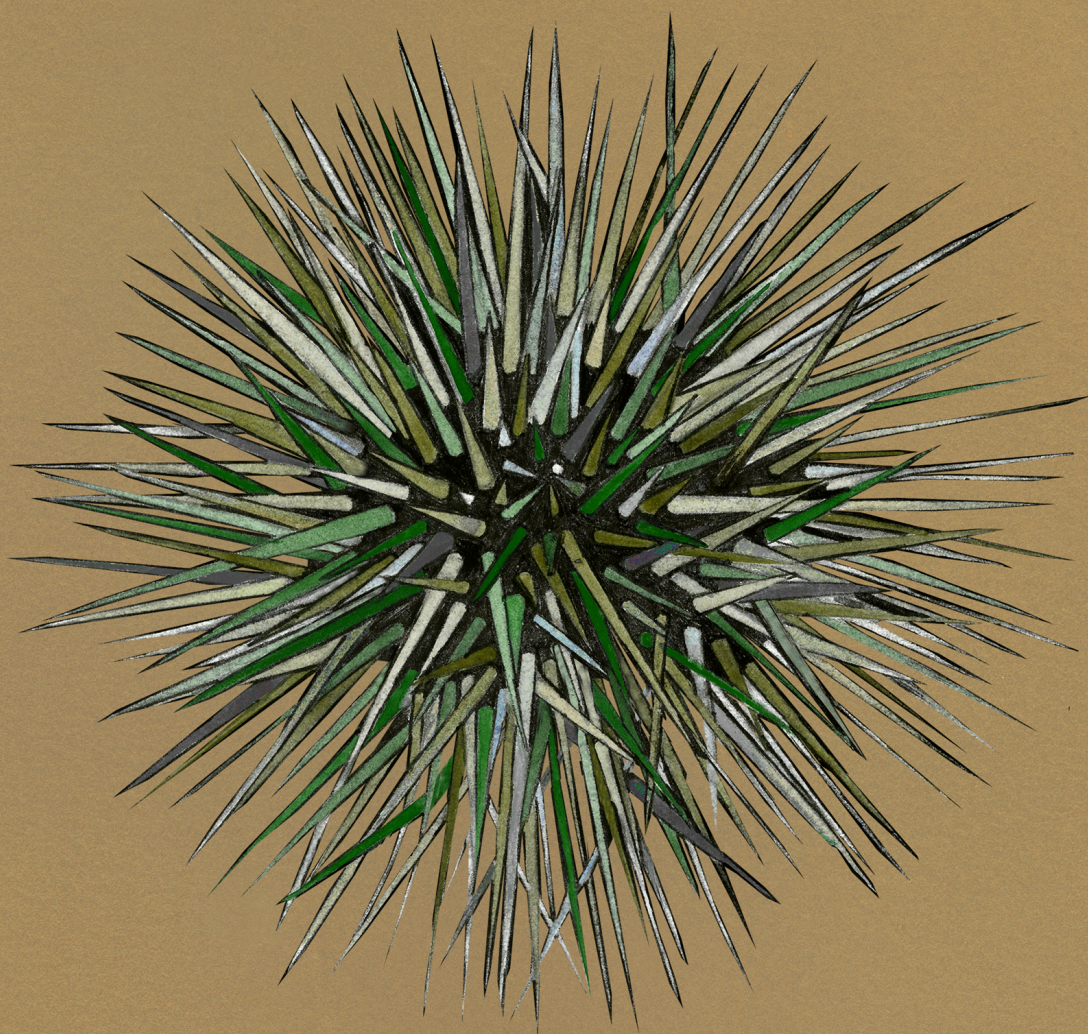


Fig.6.13. Modelos matemáticos empleados para describir el crecimiento de equinoideos y de *P. lividus* en particular. Se muestra el porcentaje de estudios que se basaron en algún criterio objetivo (estadístico o gráfico) para seleccionar el modelo de crecimiento.



Efecto del hábitat y de la densidad poblacional en el crecimiento del erizo de mar *Paracentrotus lividus* en Galicia

RESUMEN

Estudiamos la variabilidad espacial a pequeña escala en el crecimiento de *Paracentrotus lividus* en dos poblaciones de Galicia (NW España). La formación anual de los anillos de crecimiento se validó por medio de un experimento con tetraciclina, y la incertidumbre asociada a la edad fue estimada mediante la comparación de las lecturas realizadas por dos lectores independientes. De los 6 modelos de crecimiento evaluados (Tanaka, von Bertalanffy, Gompertz, Richards, logístico y Jolicoeur), Tanaka fue el que mejor se ajustó a los datos. Esta función predice un crecimiento ilimitado de los individuos, con una tasa máxima de crecimiento de $15.00 (\pm 0.97 \text{ SE}) \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ a los 3.09 ± 0.10 años, que desciende progresivamente a edades más avanzadas. Sin embargo, las características del hábitat producen variaciones intrapoblacionales en esta función general. El reclutamiento parece producirse fundamentalmente en aguas someras ($\leq 4 \text{ m}$) y cuando los erizos alcanzan los 50 mm (~ 4 años) migran hacia zonas más profundas. Los erizos mayores de 50 mm que permanecieron en aguas someras crecieron de media entre 0.41 y 0.43 $\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$ menos que los erizos que se desplazaron a 8 y 12 m de profundidad. Por otro lado, los individuos con más de 4 años presentaron mayores tasas de crecimiento en agregados de alta densidad que en zonas donde los erizos aparecen dispersos. Las mejores condiciones ambientales que se producen en las agregaciones (mayor protección frente al oleaje y a los depredadores, y mayor abundancia de alimento) pueden ser las responsables de este patrón.

Palabras clave: Anillos de crecimiento · Edad · Tanaka · *Paracentrotus lividus* · Echinoideos · Variabilidad espacial a pequeña escala · NE Atlántico

*Este capítulo está basado en el artículo: Ouréns R, Flores L, Fernández L, Freire J (2013) Habitat and density-dependent growth of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in Galicia (NW Spain). J Sea Res 76: 50-60

7.1. INTRODUCCIÓN

El gran interés comercial que han suscitado los erizos de mar en las últimas décadas ha dado origen a unas tasas de extracción muy altas. En consecuencia, los stocks de equinoideos han sufrido una disminución drástica a nivel mundial y ya han sido constatados varios casos de sobre-explotación y colapso (Andrew *et al.* 2002, Williams 2002, Micael *et al.* 2009). Esta situación ha promovido la necesidad de revisar las políticas pesqueras que gobiernan la explotación de este recurso y buscar nuevas estrategias de manejo que garanticen la sostenibilidad de las pesquerías (Rogers-Bennett *et al.* 2003).

Para llevar esto a cabo es necesario conocer la dinámica de pesca y los principales procesos biológicos que rigen la dinámica poblacional del recurso. El crecimiento es uno de estos procesos, y a partir de él es posible obtener información de gran relevancia para la gestión, como la edad a la cual los individuos entran a formar parte de la biomasa explotable y de la biomasa reproductora, o estimaciones indirectas de la longevidad y productividad del stock (Ziegler *et al.* 2007, Haddon 2011).

Asimismo, muchos invertebrados sedentarios, incluidos los equinoideos, presentan una fuerte y persistente estructura espacial, que debe ser contemplada en los modelos de evaluación pesquera y en las estrategias de gestión (Booth 2000). Esta variación en la distribución de la especie se produce a diferentes escalas espaciales, por lo que es necesario identificar la escala adecuada para la observación, análisis y gestión del stock (Orensanz *et al.* 2005, 2006). Las metapoblaciones de equinoideos están constituidas por poblaciones que están conectadas entre sí por dispersión larvaria (macroescala, según la jerarquía propuesta por Orensanz & Jamieson 1998). Cada población local cubre un área del orden de varios km², y en ellas los erizos son abundantes, haciendo rentable su explotación. Esta situación lleva generalmente a implementar modelos de gestión del recurso a nivel de mesoescala. A su vez, la distribución del erizo es irregular dentro de cada población local (microescala), de manera que en ciertas áreas los individuos forman agregados de tamaño variable (en general de 10s a 100s m), mientras que en el resto del hábitat disponible los erizos aparecen dispersos o están incluso ausentes (Orensanz & Jamieson 1998).

El comportamiento gregario de los equinoideos ha sido objeto de estudio en numerosos trabajos, y se ha asociado en ocasiones a un mecanismo de defensa por el cual los individuos son capaces de protegerse de los depredadores y del oleaje

(Pearse & Arch 1969, Tuya *et al.* 2007, Vega-Suárez & Romero-Kutzner 2011). La disponibilidad de alimento también parece ser un factor relevante en la formación de agregaciones y algunos estudios las asocian a procesos de alimentación (Unger & Lott 1994, Alvarado 2008). Además de estas agregaciones más o menos permanentes, es frecuente que durante el periodo de puesta los individuos se agrupen con el único fin de aumentar el éxito de la fertilización (Levitan *et al.* 1992, Unger & Lott 1994).

Esta fuerte heterogeneidad espacial en la distribución de la especie puede dar lugar a variaciones espaciales en su estrategia vital (Hereu *et al.* 2004, Tomas *et al.* 2004, Molinet *et al.* 2012). Así, las altas densidades poblacionales que se alcanzan en las zonas de agregación podrían generar fenómenos de competencia por el espacio o alimento, y reducir las tasas de crecimiento o reproductivas (Grosjean *et al.* 1996, Tomas *et al.* 2005). Como hipótesis alternativa, la mejor calidad de hábitat en zonas de agregación permite mantener, o incluso incrementar, las tasas de crecimiento y reproductivas a pesar de la mayor densidad (posible efecto Allee, ver Berec *et al.* 2007, Kramer *et al.* 2009). Por otro lado, la profundidad es la variable ambiental que provoca mayores gradientes en la distribución de la especie (Lecchini *et al.* 2002, Agatsuma *et al.* 2006). Al igual que en el caso anterior, esta variable podría afectar de forma indirecta a la estrategia vital del erizo, ya que está vinculada a factores ambientales que inciden en el *fitness* de los individuos, como la disponibilidad y calidad del alimento, la exposición al oleaje, la temperatura o la luz (Garrabou *et al.* 2002, Tuya & Duarte 2012).

El erizo comercial *Paracentrotus lividus* se extiende por toda la costa mediterránea y el NE Atlántico, desde Irlanda a Marruecos, incluyendo también las Islas Canarias y las Azores (Boudouresque & Verlaque 2007). Los estudios sobre esta especie muestran la existencia de unas tasas de crecimiento muy diversas (ej. Turon *et al.* 1995, Sellem *et al.* 2000), y numerosos experimentos en cultivo han investigado los factores que producen esta variación (Cellario & Fenaux 1990, Grosjean *et al.* 1996, Fernandez & Pergent 1998, Spirlet *et al.* 2001). En cambio, son escasos los trabajos de campo que estudian el efecto del hábitat sobre el crecimiento de equinoideos en general (Russell 2000, Brady & Scheibling 2006, Ebert 2010) y de *P. lividus* en particular (Turon *et al.* 1995, Lustres 2001, Gago *et al.* 2003).

Además de la variabilidad espacial que experimenta el crecimiento, ciertos factores metodológicos también pueden contribuir a las diferencias que se observan entre

estudios. Las diversas metodologías empleadas para estimar el crecimiento (marcado-recaptura, seguimiento de cohortes, o lectura de anillos de crecimiento), así como los numerosos modelos matemáticos que se han desarrollado para describir este proceso (von Bertalanffy, Gompertz, Tanaka, Richards, etc. Ver Grosjean 2001, Ebert 2007), generan un amplio abanico de posibles métodos de estudio que pueden producir variaciones en los resultados obtenidos.

Conocer la dinámica del crecimiento es un prerequisite necesario para desarrollar una gestión efectiva de este recurso. El objetivo de este trabajo fue analizar la variabilidad espacial que experimenta el crecimiento somático de *P. lividus* en dos poblaciones de Galicia (NW España), a partir de individuos que miden entre 6 y 91 mm de diámetro. Aunque tamaños próximos a los 90 mm también fueron registrados en otras regiones del Atlántico (Allain 1978, González-Irusta 2009), su crecimiento nunca antes ha sido modelado y las curvas estimadas hasta el momento en *P. lividus* fueron obtenidas con individuos menores de 75 mm (Turon *et al.* 1995). Para abordar el objetivo del estudio, se estimará la edad de los individuos mediante la lectura de los anillos de crecimiento que se forman en las placas genitales, previa validación del método. A continuación, se identificará el modelo de crecimiento que mejor se ajusta a los datos, y se estudiará la variabilidad que experimenta dentro de una población (estudio a mesoescala), analizando el efecto de la profundidad y de la densidad poblacional (y/o la calidad del hábitat asociada) sobre el crecimiento.

7.2. METODOLOGÍA

7.2.1. Zona de estudio y estrategia de muestreo

Los erizos empleados en este estudio fueron recolectados en la localidad gallega de Lira (NW España, 42° 47.8' N, 9° 8.94' W) durante 2008. Se trata de una localidad expuesta al oleaje que tiene grandes extensiones de sustrato rocoso cubierto por algas, principalmente en las zonas someras y durante los meses de primavera y verano. Este hábitat es adecuado para la colonización del erizo *P. lividus*, el cual es objeto de pesca (42.6 t desembarcadas en 2011⁴). Se recolectaron los erizos en los bancos de pesca *Ardeleiro* y *Os Forcados*, los cuales presentan hábitats similares y fueron considerados réplicas de estudio.

⁴ <http://www.pescadegalicia.com/>

Se muestrearon los dos bancos a las profundidades de 4, 8 y 12 m, y en cada profundidad diferenciamos zonas de alta densidad, donde un número elevado de individuos se agrega formando *patches* (en este estudio: $86.57 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2} \pm 8.04 \text{ SE}$); y zonas de baja densidad ($0.65 \pm 0.03 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2}$), donde los erizos aparecen dispersos y no llegan a constituir agregaciones.

La talla de *P. lividus*, expresada como el diámetro máximo sin púas, fue medida con un calibre Vernier ($\pm 0.1 \text{ mm}$). Intentamos realizar un muestreo estratificado por tamaños, recolectando 20 individuos por cada clase de talla de 10 mm y a cada profundidad, pero esto no fue posible debido a la diferente estructura de tallas que presentaba la población con la profundidad (capítulo 8). Así, el diámetro medio a 4 m fue $50.3 \pm 0.2 \text{ mm}$, mientras que a 8 y 12 m aumentó a 63.5 ± 0.2 y $67.3 \pm 0.1 \text{ mm}$, respectivamente. El estudio fue realizado con un total de 358 erizos con tamaños comprendidos entre 6.3 y 91.2 mm (Tabla 7.1).

Tabla 7.1. Número de ejemplares de *P. lividus* en los que se determinó la edad, por clase de talla (diámetro del caparazón), profundidad y tipo de distribución (AD: alta densidad, BD: baja densidad).

Diámetro	4 m		8 m		12 m	
	AD	BD	AD	BD	AD	BD
< 10 mm	18	2				
10-19.9 mm	23	16	1			
20-29.9 mm	21	22	2		1	2
30-39.9 mm	22	13		2		
40-49.9 mm	14	11				2
50-59.9 mm	16	13	2	6	1	11
60-69.9 mm	7	16	13	13	14	13
70-79.9 mm	8	2	16	8	12	9
80-89.9 mm				2	2	1
90-99.9 mm					1	
TOTAL	129	95	34	31	31	38

7.2.2. Estimación de la edad

Estimamos la edad de los erizos mediante la lectura de los anillos de crecimiento que se forman en sus placas genitales. Debido al crecimiento estacional de *P. lividus*, las trabéculas que componen los osículos se van a depositar más o menos densas en

función de la tasa de crecimiento (Pearse & Pearse 1975). Visualmente, este proceso genera una serie de anillos formados por una banda translúcida y una opaca, correspondientes a periodos de crecimiento lento y rápido, respectivamente. Aunque los anillos son visibles en diferentes estructuras esqueléticas (ej. placas interambulacrales o rótulas de la linterna) nosotros seleccionamos las placas genitales por formarse al inicio de la ontogenia, y contener por tanto todos los anillos que se depositan tras la metamorfosis (núcleo de la placa).

Siguiendo la metodología descrita por Moore (1935) y modificada por Flores (2009), las placas fueron pulidas con lijas al agua del número 600-1000 de granulado, dependiendo del grosor de la placa. Primeramente se lijó la cara interna con el fin de asentar la estructura y facilitar el lijado homogéneo de la cara externa, donde se realizaron las lecturas. Este proceso es importante, ya que la visualización de los anillos depende en gran medida del lijado.

Para una mejor visualización de los anillos, habitualmente las placas se sumergen en xileno en el momento de la lectura. Nosotros reemplazamos este compuesto cancerígeno por aceite corporal, dado que mostró la misma funcionalidad. Las placas fueron examinadas bajo una lupa binocular y con luz fría procedente de un epiluminador.

El lector principal de las muestras (RO, Rosana Ouréns) carecía al inicio del estudio de experiencia en datar los individuos. Por tanto, el proceso de aprendizaje se inició con lecturas preliminares ($n \approx 20$) bajo la tutela de un lector experimentado (LF, Luis Flores). A continuación, los dos lectores leyeron las placas genitales del estudio de forma independiente (lecturas LF_1 y RO_1), y los resultados fueron puestos en común posteriormente. Considerando esta etapa como una fase más en la formación de RO, ambos lectores revisaron conjuntamente las placas en la que se detectaron discordancias entre lecturas. Después de debatir el número de anillos observados, se anotó la nueva lectura realizada por RO (lectura denominada RO_2). De este modo, las diferencias observadas entre RO_1 y RO_2 son debidas al proceso de aprendizaje; mientras que las lecturas RO_2 y LF_1 nos permiten estimar la incertidumbre de las lecturas. Para ello consideramos que RO_2 es independiente de LF_1 , ya que en el momento de leer por segunda vez la placa genital los lectores desconocían el número de anillos contados anteriormente.

Se construyó una matriz de coincidencias entre las lecturas RO₁-RO₂ y RO₂-LF₁. Mediante el test de simetría de Bowker (Hoening 1995) examinamos la asimetría que presentaban dichas matrices; es decir, la existencia de diferencias significativas entre ambos lados de la diagonal, las cuales indicarían diferencias sistemáticas entre lecturas. De forma complementaria, la presencia de sesgos también fue examinada mediante los gráficos propuestos por Campana *et al.* (1995) y Muir *et al.* (2008).

Para conocer la precisión de las lecturas estimamos el porcentaje de error medio (APE) y el coeficiente de variación (CV) entre las lecturas independientes RO₂ y LF₁, de acuerdo con las siguientes ecuaciones (Campana 2001):

$$APE_j = 100\% \cdot \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j}$$

Donde X_{ij} es la lectura i th en el individuo j th, X_j es la edad media estimada para el individuo j th, y R es el número de veces que se leyó cada placa. El APE_j es el porcentaje de error para el individuo j th, y hallando el promedio de todos los individuos se obtiene el APE.

$$CV_j = 100\% \cdot \frac{\sqrt{\frac{R}{R-1} \frac{\sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j}$$

De igual modo, el CV_j es la precisión con la que se determinó la edad en el individuo j th y el CV es el promedio del coeficiente de variación individual.

7.2.3. Periodicidad en la formación de anillos de crecimiento

Para poder determinar la edad de los individuos a partir de anillos de crecimiento es necesario conocer la periodicidad con la que se forman. Una de las metodologías que se aplica habitualmente consiste en incorporar en la cavidad corporal del individuo hidrocloreto de tetraciclina (Gage 1992). Se trata de un antibiótico que se fija en las zonas del endoesqueleto donde hay calcificación, y que produce fluorescencia bajo luz U.V. De este modo, la posición del compuesto representa el tamaño de la estructura esquelética en el momento del marcado. Si los anillos de crecimiento en el erizo se forman anualmente como sugiere la literatura (Turon *et al.* 1995, Sellem *et al.* 2000),

cabría esperar la formación de un anillo completo entre la posición del antibiótico y el borde de la placa genital después de un año del marcado.

Para comprobar esta hipótesis llevamos a cabo un experimento en cultivo. El 10/09/2010 recogimos en el intermareal de A Coruña (43° 21.82' N, 8° 20.77' W) 50 erizos de diferentes clases de talla (5 individuos de 11 - 20 mm, y 9 individuos para las tallas 21 - 30, 31 - 40, 41 - 50, 51 - 60 y 61 - 70 mm), y los trasladamos en frío a un acuario de la misma localidad. Intentando reproducir las condiciones naturales del medio exterior, los erizos se mantuvieron en un tanque en circuito abierto y fueron alimentados *ad libitum* con algas, principalmente *Laminaria* spp. El fotoperiodo y la temperatura siguieron su ciclo natural, oscilando ésta última entre 13.1 y 19.0° C durante el periodo de estudio.

Después de 6 días de aclimatación, inyectamos en la cavidad corporal de los erizos y a través de la membrana peristomial, una solución 1% de hidrocloreto de tetraciclina (Sigma Aldrich Company) en agua de mar filtrada, y en una dosis de 0.1 ml por 10 g de peso fresco del erizo.

Transcurrido un año en estas condiciones, el 19/09/11 diseccionamos los erizos y procesamos las placas genitales del modo descrito anteriormente. En esta ocasión la lectura se llevó a cabo en un microscopio de epifluorescencia, donde la tetraciclina fue revelada como una banda amarilla fluorescente bajo un filtro DAPI (EX: 330-380 nm, DM: 400 nm).

7.2.4. Estimación del crecimiento

Seleccionamos la curva de crecimiento que mejor representaba la relación talla-edad obtenida por RO₂ para el total de la población. A continuación, estudiamos el efecto de la profundidad, tipo de densidad y estación de muestreo sobre la curva de crecimiento estimada. Todo el análisis estadístico fue llevado a cabo usando el software libre *R* (v2.14.1, R Development Core Team 2012).

Los modelos de crecimiento aplicados en equinoideos son muy diversos, e incluyen desde modelos asintóticos (modelo logístico, von Bertalanffy, Gompertz, Jolicoeur, Richards) a modelos de crecimiento ilimitado (Tanaka), donde el número de parámetros puede variar entre 3 y 4. Mediante mínimos cuadrados no lineales se ajustaron las funciones mostradas en la Tabla 7.2 al conjunto de los datos, y su ajuste

fue evaluado siguiendo el criterio de Akaike (AIC, Akaike 1974) y el criterio Bayesiano (BIC, Schwarz 1978). Los valores resultantes de ambos criterios pueden variar centenas de magnitud, y su valor individual carece de interés porque no puede interpretarse. En cambio, es posible estimar unos valores ponderados que oscilen entre 0 y 1. Su ventaja es que pueden considerarse como el porcentaje de acierto al seleccionar un modelo como el mejor de entre los posibles candidatos (Burnham & Anderson 2002, 2004):

$$w_i = \exp(-0.5 \cdot (IC_i - IC_{\min})) / \sum_{i=1}^R \exp(-0.5 \cdot (IC_i - IC_{\min}))$$

Donde IC corresponde al valor de AIC o BIC, según el criterio que se esté utilizando, y IC_{\min} es el AIC (o BIC) más bajo de los R modelos que se están examinando.

Tabla 7.2. Modelos de crecimiento ajustados a los datos talla-edad de *P. lividus*. $L(t)$ representa el diámetro del individuo a tiempo t . a , b , c y d son los parámetros de los modelos.

Modelo	Ecuación	Fuente
Logístico	$L(t) = \frac{a}{1 + e^{-b \cdot (t-c)}}$	Grosjean (2001)
Gompertz	$L(t) = a \cdot e^{-e^{-b \cdot (t-c)}}$	Grosjean (2001)
Von Bertalanffy	$L(t) = a \cdot (1 - e^{-b \cdot (t-c)})$	Pauly (1981)
Richards	$L(t) = a \cdot (1 + \frac{1}{d} e^{-b \cdot (t-c)})^{-d}$	Schnute (1981)
Jolicoeur	$L(t) = \frac{a}{1 + b \cdot t^{-c}}$	Jolicoeur (1985)
Tanaka	$L(t) = \frac{1}{\sqrt{a}} \cdot \ln \left 2 \cdot a \cdot (t-b) + 2 \cdot \sqrt{a^2 \cdot (t-b)^2 + a \cdot c} \right + d$	Tanaka (1982)

Como se comentó anteriormente, el tamaño de los erizos varía con la profundidad, de manera que en zonas superficiales son escasos los individuos de gran tamaño, mientras que a 8 y 12 m no son frecuentes los juveniles. Debido a esto, no fue posible realizar un único análisis que evaluase el efecto de la estación de muestreo, profundidad y tipo de densidad sobre el crecimiento.

En la zona de 4 m, donde el rango de tallas disponible y el número de observaciones fueron mayores, estimamos los parámetros de la curva de crecimiento seleccionada en

la fase anterior mediante mínimos cuadrados generalizados en un modelo no lineal (función *gnls* en el paquete *nlme* de R, Pinheiro & Bates 2000). Las variables independientes incluidas en este análisis fueron el tipo de distribución (zonas de agregación o sin agregación) y la zona de muestreo. Se corrigió la heterocedasticidad al permitir una estructura de la varianza con distinta dispersión para cada edad (función *varIdent* en R).

A continuación, seleccionamos los individuos con tamaños comprendidos entre 50 y 80 mm, rango de tallas presente en las tres profundidades de estudio. En este caso, los datos fueron mejor representados por un modelo lineal que por los modelos de crecimiento de la Tabla 7.2, ya que el rango de tamaños es pequeño y se corresponde a una fase del ciclo vital en que el crecimiento es aproximadamente constante. Como apenas existían juveniles a 8 y 12 m, nosotros consideramos que los individuos de estas profundidades solo podían proceder de reclutamientos realizados en zonas superficiales, y por tanto el origen de la recta se mantuvo constante (dado que su historial de crecimiento previo sería común). Mediante mínimos cuadrados generalizados (función *gls* en el paquete *nlme*) estudiamos el efecto de las variables categóricas zona de muestreo, profundidad y tipo de distribución sobre la pendiente de la ecuación de crecimiento. La heterocedasticidad fue corregida mediante una estructura de la varianza que permitía una mayor difusión de los residuos a edades menores (*varFixed ~1/edad*, en R).

Para cada análisis empleamos un procedimiento de eliminación hacia atrás para seleccionar las variables que afectaban a la estructura fija del modelo. El modelo mínimo adecuado fue seleccionado por comparaciones del AIC y BIC, y cuando los modelos eran anidados, empleamos un test X^2 para comprobar la mejora de la razón de probabilidad (likelihood ratio).

Usamos métodos gráficos (ej. gráficos diagnóstico de residuos, tendencias de los valores predichos por el modelo y los valores observados) para evaluar el ajuste de los modelos finales.

7.3. RESULTADOS

7.3.1. Validación del método para estimar la edad

La inyección de tetraciclina no fue del todo efectiva, puesto que la marca sólo fue visible en 26 de los 50 erizos marcados, con tamaños comprendidos entre 23.3 y 53.8 mm. Para este rango de tallas, el 92.3 % (IC 95 % = 73.4 - 98.7 %) de los individuos

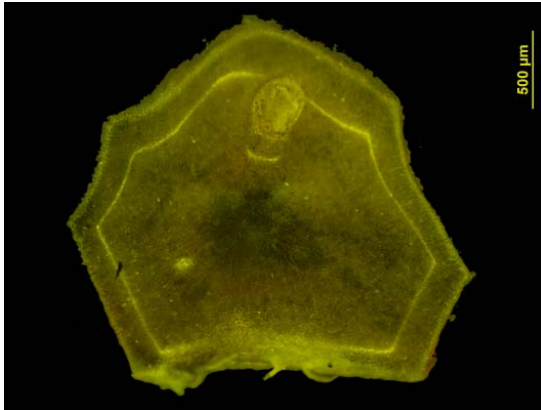


Fig. 7.1. Placa genital de un erizo de 35 mm iluminada con luz UV. La banda fluorescente marca la posición de la tetraciclina, y se sitúa en la posición del penúltimo anillo natural.

mostraron un anillo natural completo después de la banda fluorescente producida por la tetraciclina (Fig. 7.1). En cambio, el 7.7% restante presentó fluorescencia en el borde de la placa. Esta situación indica un crecimiento nulo durante el periodo de estudio, quizá como consecuencia de algún daño interno provocado en el momento del marcado.

La estimación de la edad fue viable en prácticamente toda la muestra, a pesar de que la visibilidad e identificación de los anillos fue más compleja en placas que presentaban una alta porosidad (Fig. 7.2). Las diferencias observadas entre RO₁ y RO₂ (21.8 % de

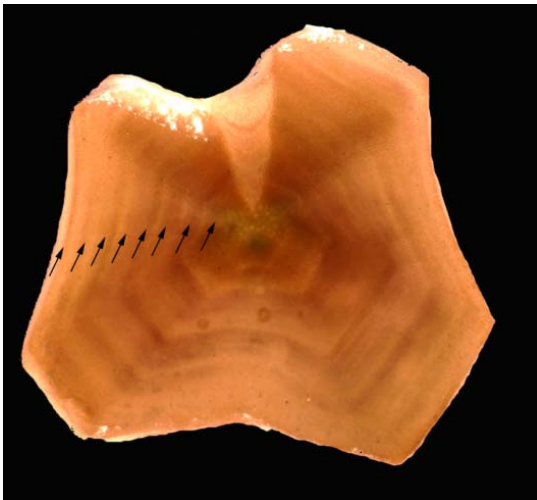


Fig. 7.2. Cara externa de una placa genital de un individuo que medía 77 mm iluminada con luz incidente. Las flechas indican los 8 anillos de crecimiento identificados.

los casos) fueron atribuidas al proceso de aprendizaje. Según el test de simetría de Bowker, estas diferencias se produjeron de forma sistemática ($p = 0.02$), de forma que RO₁ sobrestimó las edades comprendidas entre 2 y 8 años en relación a RO₂ (Fig. 7.3-A). En cambio, las lecturas RO₂ y LF₁ fueron coincidentes en un 84.7%, y no revelaron un sesgo significativo entre ellas ($p = 0.06$, Fig. 7.3-B).

Los coeficientes de precisión entre estas dos últimas lecturas (RO_2 y LF_1) reflejaron una relación directa entre la visibilidad de los anillos y el tamaño de los erizos, de manera que los individuos menores de 20 mm fueron más difíciles de datar y su CV y APE fueron elevados (Tabla 7.3). No obstante, los coeficientes fueron bajos en los demás casos, y los valores medios para la muestra fueron aceptables (Campana 2001).

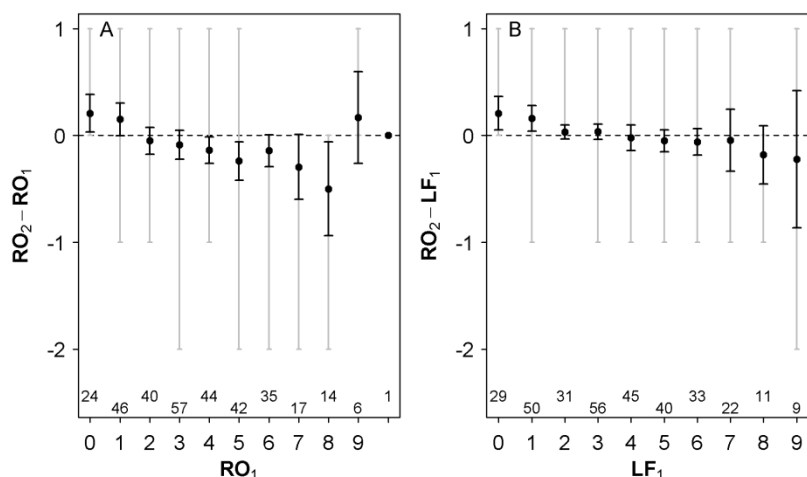


Fig. 7.3. Gráficos para la detección de sesgos entre las lecturas RO_1 - RO_2 (A) y RO_2 - LF_1 (B). Se muestra la diferencia media (y su intervalo de confianza del 95%) entre las dos lecturas para cada edad estimada por la lectura que figura en el eje-x. Así, en los casos en que las lecturas coinciden las medias se situarán sobre la *zona de acuerdo* (línea horizontal discontinua). Los intervalos en gris unen los valores máximos y mínimos, y los números sobre el eje-x indican el tamaño de la muestra.

7.3.2. Análisis del crecimiento

Tanto el AIC como el BIC señalan al modelo de Tanaka como la función de crecimiento que mejor se ajusta a nuestro conjunto de datos (Tabla 7.4). Además, las diferencias con los otros modelos examinados son considerables, como muestran las altas proporciones de AIC y BIC ponderados (98.9 y 94.2 % de probabilidad de ser el mejor modelo evaluado, respectivamente). El modelo logístico y el de Richards fueron los siguientes modelos con mejor ajuste. Ambas funciones son muy similares, ya que el parámetro d de la función de Richards es próximo a 1. Sin embargo, éste último recibió una mayor penalización debido a la estimación del parámetro adicional d . Finalmente, los modelos con peor ajuste fueron el de von Bertalanffy y el de Jolicoeur. Ambos muestran una talla máxima muy superior a las que se observan en la naturaleza (131.5

y 139.9 mm, respectivamente), lo que parece indicar un crecimiento ilimitado de los organismos.

Tabla 7.3. Coeficientes de precisión entre las lecturas de anillos RO2 y LF1 para cada clase de talla (diámetro del caparazón) en *P. lividus*. CV: coeficiente de variación, APE: porcentaje de error medio, n: número de observaciones.

Diámetro	APE	CV	n
< 10 mm	13.04	18.45	23
10-19.9 mm	12.20	17.25	41
20-29.9 mm	4.17	5.89	48
30-39.9 mm	1.97	2.79	42
40-49.9 mm	2.12	2.99	36
50-59.9 mm	1.04	1.47	44
60-69.9 mm	1.28	1.81	41
70-79.9 mm	1.90	2.69	41
80-89.9 mm	1.57	2.22	8
90-99.9 mm	2.63	3.72	2
Media	4.15	5.87	326

A diferencia de los otros modelos estudiados, la función de Tanaka carece de asíntota superior, y asume que los individuos crecen de forma ilimitada durante toda su vida. Inicialmente, los erizos presentan un crecimiento exponencial, seguido por una fase de rápido crecimiento, y finalmente, un periodo prolongado de crecimiento lento. El significado biológico de los parámetros de la ecuación es la siguiente (Tanaka 1988): el parámetro c se relaciona con la tasa máxima de crecimiento, la cual es aproximadamente $c^{-1/2}$; b se corresponde con la edad de máximo crecimiento; a es una medida del cambio que sufre la tasa de crecimiento, de

Tabla 7.4. Parámetros estimados de los modelos de crecimiento en *P. lividus* y su error estándar entre paréntesis. Se muestra el valor de AIC, BIC y los valores ponderados.

Modelo	Parámetros				AIC	AIC _p	BIC	BIC _p
	a	b	c	d				
Tanaka	$3.85 \cdot 10^{-3} (6.90 \cdot 10^{-4})$	$3.09 (0.10)$	$4.45 \cdot 10^{-3} (5.75 \cdot 10^{-4})$	$116.5 (7.04)$	2409.2	$9.9 \cdot 10^{-1}$	2428.8	$9.3 \cdot 10^{-1}$
Logístico	$77.53 (1.32)$	$0.65 (0.03)$	$3.05 (0.08)$		2418.3	$1.0 \cdot 10^{-2}$	2434.0	$6.9 \cdot 10^{-2}$
Richards	$73.36 (4.38)$	$0.68 (0.20)$	$2.92 (0.29)$	$0.95 (0.61)$	2420.3	$3.9 \cdot 10^{-3}$	2439.8	$3.6 \cdot 10^{-3}$
Gompertz	$85.96 (2.29)$	$0.38 (0.02)$	$2.38 (0.09)$		2427.4	$1.1 \cdot 10^{-4}$	2443.0	$7.3 \cdot 10^{-4}$
Von Bertalanffy	$139.24 (13.95)$	$0.10 (0.02)$	$-0.35 (0.10)$		2472.2	$2.1 \cdot 10^{-14}$	2487.8	$1.4 \cdot 10^{-13}$
Jolicoeur	$132.67 (15.68)$	$8.68 (0.84)$	$1.20 (0.09)$		2490.4	$2.3 \cdot 10^{-18}$	2506.1	$1.5 \cdot 10^{-17}$

manera que un valor alto de a implica una tasa de cambio alta. Por su parte, d es una constante que surge de integrar la tasa de crecimiento. Este parámetro es sensible a la pendiente inicial y final de la curva, de forma que valores pequeños de d , serían indicativos de un lento crecimiento en las fases iniciales y finales. Atendiendo a los parámetros de la curva, los individuos alcanzan su tasa máxima de crecimiento a los 3.1 años, siendo ésta de $15.0 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$. A partir de este momento, la tasa instantánea de crecimiento se ralentiza, y un individuo de 8 años crecerá en promedio $3.2 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$ (Fig. 7.4).

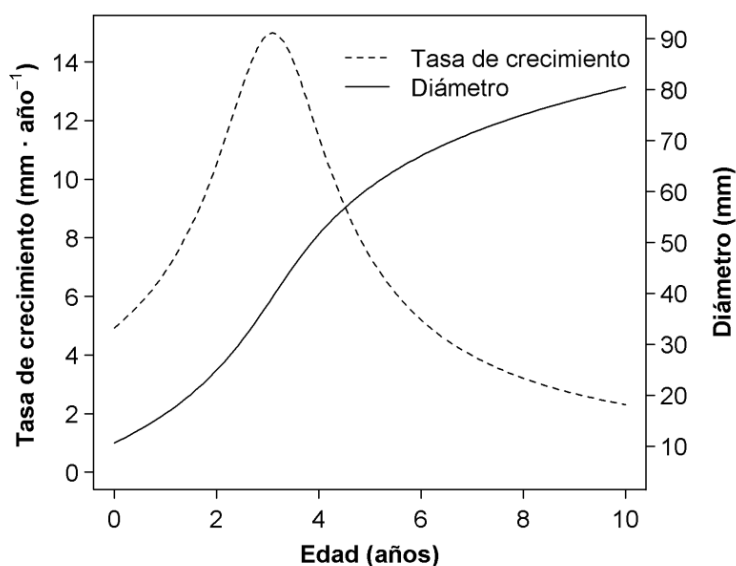


Fig. 7.4. Curva de crecimiento de Tanaka estimada para la población de estudio, y relación entre la tasa instantánea de crecimiento y la edad de *P. lividus*.

7.3.3. Efecto de la profundidad y densidad en el crecimiento

El análisis realizado con los individuos localizados a 4 m de profundidad (rango de tallas: 6.3 - 77.8 mm) fue simplificado con respecto al modelo inicial. La zona de procedencia de los erizos no mejoró significativamente el modelo ($p = 0.31$), y por tanto esta variable fue descartada del análisis final. La densidad poblacional no afectó a la tasa máxima de crecimiento ($14.48 \pm 1.16 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$) ni a la edad a la que ésta se alcanza (3.04 ± 0.11 años). Sin embargo, sí produjo variaciones en los parámetros a y d del modelo de Tanaka (Tabla 7.5). De acuerdo con esto, las diferencias en el

crecimiento entre los dos tipos de distribución de erizo se reducen a las tallas inferiores y superiores. Los individuos localizados en zonas de baja densidad tienen unos tamaños iniciales superiores a los erizos de alta densidad. Sin embargo, esta tendencia se invierte, y los individuos con más de 4 años van a alcanzar un mayor tamaño en las zonas de alta densidad poblacional (Fig. 7.5).

Tabla 7.5. Parámetros de la función de crecimiento de Tanaka (a - d) y sus errores estándar (SE) estimados mediante mínimos cuadrados en un modelo no lineal. El análisis fue realizado con *P. lividus* situados a 4 m de profundidad. La densidad poblacional sólo influyó en los parámetros a y d del modelo.

	Estima	SE	t-valor	p-valor
a	0.003	0.001	5.133	< 0.001
Baja densidad	0.004	0.001	3.898	< 0.001
b	3.040	0.115	26.525	< 0.001
c	0.005	0.001	6.247	< 0.001
d	128.587	8.797	14.617	< 0.001
Baja densidad	-35.125	6.475	-5.425	< 0.001

El análisis realizado con ejemplares de 50 - 80 mm indica que el tamaño que alcanzan los individuos localizados a 4 m es siempre menor que el de zonas más profundas, como consecuencia de una menor tasa de crecimiento (Tabla 7.6). En cambio, no se observaron diferencias entre los individuos localizados a 8 y 12 m ($p = 0.70$). Para este rango de tallas, la tasa de crecimiento también fue mayor en zonas de alta densidad poblacional ($p = 0.03$), mientras que la estación de muestreo no ejerció ningún efecto y fue eliminada del análisis final.

Tabla 7.6. Mínimos cuadrados generalizados entre el diámetro y la edad de erizos con tamaños comprendidos entre 50 y 80 mm. Se muestra también el efecto de la densidad y profundidad sobre la pendiente.

	Estima	SE	t-valor	p-valor
Intercept	41.692	2.045	20.387	< 0.001
Pendiente	3.901	0.367	10.623	< 0.001
Baja densidad	-0.305	0.135	-2.265	0.025
8 m	0.433	0.167	2.595	0.010
12 m	0.405	0.166	2.447	0.015

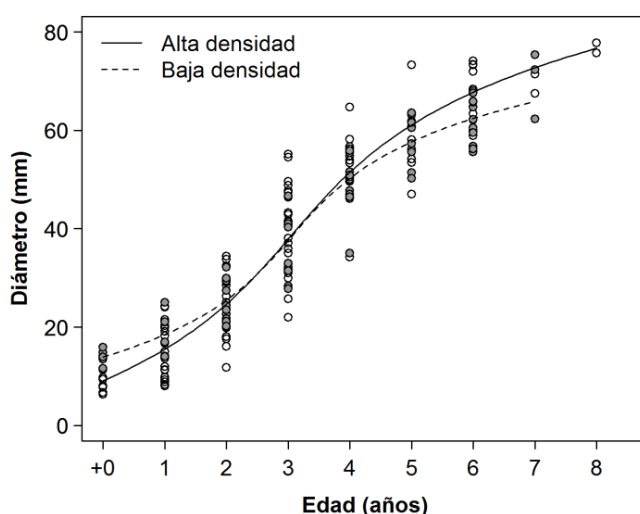


Fig. 7.5. Curvas de crecimiento estimadas para las zonas de alta y baja densidad de erizo a una profundidad de 4 m. Los círculos grises representan la relación talla-edad observada en baja densidad, mientras que los blancos corresponden con las zonas de agregación de *P. lividus*.

7.4. DISCUSIÓN

La lectura de anillos de crecimiento es un método muy utilizado en organismos marinos para estimar la edad, aunque en muchos casos este procedimiento es empleado sin contrastar previamente su validez (Beamish & McFarlane 1983). Asumir un patrón temporal en la deposición de anillos ha conducido en ocasiones a una subestimación de la longevidad de la especie, y consecuentemente a una sobrestimación de las tasas de crecimiento. Estos resultados han alentado el desarrollo de políticas pesqueras poco conservadoras que favorecieron la sobre-explotación de stocks (ver ejemplos en Campana 2001, Cailliet & Andrews 2008).

En este estudio hemos comprobado la formación anual de los anillos de crecimiento en *P. lividus*, en una muestra de 24 individuos con tamaños comprendidos entre 23 y 54 mm. A pesar de que el rango de tamaños es pequeño, incluye tanto juveniles como adultos, atendiendo a la talla de madurez sexual estimada en la zona de estudio (50 % madura con 27.9 mm y 95 % madura con 40.5 mm, capítulo 5). Esto es de gran relevancia, ya que frecuentemente los individuos ralentizan su crecimiento al alcanzar la madurez sexual, pudiendo modificar el patrón temporal en la formación de anillos (Beamish & Chilton 1982, Campana 2001).

Estudios previos realizados en el Mediterráneo utilizaron la lectura de anillos como método para estimar la edad de *P. lividus* (Turon *et al.* 1995, Sellem *et al.* 2000). Sin embargo, en estos casos tampoco se llegó a comprobar la frecuencia de formación de anillos para todas las clases de tallas, y mientras que Sellem *et al.* (2000) validaron el método con individuos menores de 3 años, Turon *et al.* (1995) realizaron un análisis conjunto para todos los tamaños de erizos. Teniendo en cuenta el lento crecimiento de los individuos de más edad, sería recomendable un trabajo complementario que corroborase la validez de la metodología para los erizos más longevos (Beamish & McFarlane 1983).

Verificar la frecuencia de formación de los anillos permite estimar una edad más o menos exacta; es decir, que se aproxima a la edad real del individuo. No obstante, existe otra fuente de error asociada a la precisión de las lecturas (sea exacta o no) y que se relaciona con la subjetividad a la que están sometidas todas las interpretaciones de los anillos (Campana *et al.* 1995, Campana 2001). Comparando diferentes lecturas realizadas sobre una muestra es posible identificar sesgos y cuantificar la precisión de las lecturas. Este proceso permite conocer la reproducibilidad y consistencia de las interpretaciones.

En nuestro caso, el sesgo que se observó entre las lecturas RO₁ y RO₂ fue atribuido al proceso de aprendizaje, y por eso se descartó la lectura RO₁ de la estimación final de la edad. Este argumento se ve apoyado por el hecho de que las lecturas RO₂ y LF₁ fueron similares y no presentaron sesgos. Además, los coeficientes de precisión estimados entre estas dos últimas lecturas fueron muy parecidos a los registrados por Flores *et al.* (2010) y Schuhbauer (2010) para *Loxechinus albus*, los únicos trabajos en equinoideos que estimaron la incertidumbre asociada a sus interpretaciones.

No existe *a priori* un criterio para determinar si un nivel de incertidumbre es aceptable, ya que la precisión depende de varios factores, como la especie y la naturaleza de la estructura, además de la experiencia del lector. Sin embargo, Campana (2001) propuso un CV del 5% como punto de referencia, y en este estudio superamos este valor únicamente en los individuos menores de 30 mm. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Flores *et al.* (2010), quienes registraron una menor precisión en la datación de los individuos más pequeños.

Asimismo, la dificultad para identificar la secuencia completa de anillos en los individuos más longevos podría conducir a una subestimación de la edad en estos

casos. Sin embargo, consideramos que los errores potenciales que se pudieron cometer en este sentido son aceptables, dada la exactitud y precisión de las lecturas. Además, la similitud entre la relación talla-edad obtenida en este estudio y la descrita previamente para esta especie refuerza esta consideración (Anexo 5).

En la mayoría de los casos, *P. lividus* mide aproximadamente 50 mm a los 6 años de edad (Crapp & Willis 1975, Haya de la Sierra 1990, Gago *et al.* 2003, Tomšić *et al.* 2010), aunque en el NE de España puede tardar entre 12 y 13 años en obtener este tamaño (Turon *et al.* 1995). La población de nuestro estudio crece a un ritmo similar al de otras áreas en los primeros años de vida (2-3 años). Sin embargo, los individuos de edades intermedias presentan unas tasas de crecimiento altas, y alcanzan los 50 mm con aproximadamente 4 años. Solamente Allain (1978) obtuvo unas tasas de crecimiento similares, e incluso superiores a las de este estudio, en una población submareal de la Bretaña francesa. El alto crecimiento de ambas poblaciones condujo a tallas máximas que alcanzaron los 90 mm, mientras que en las demás poblaciones no se superaron los 60 o 70 mm. Esta variabilidad espacial que se observa en el crecimiento de *P. lividus* demuestra que las medidas de gestión deben ser específicas para cada zona, acorde con las estrategias vitales que presente la especie en el área.

Los individuos más longevos identificados en este trabajo tenían 10 años de edad, al igual que los encontrados por Turon *et al.* (1995) en el NE español (10-11 años). La edad máxima estimada mediante los anillos de crecimiento de *P. lividus* en los demás estudios (realizados en zonas dispares como Francia, Irlanda, Portugal o Túnez) fue de 7 u 8 años (Allain 1978, Crapp & Willis 1975, Gago *et al.* 2003, Sellem *et al.* 2000), y sólo Tomšić *et al.* (2010) reportaron individuos de 15 años mediante la estimación propuesta por Pauly (1983).

Existe una gran variedad de funciones para modelar el crecimiento, aunque la de von Bertalanffy es la más empleada en pesquerías porque describe adecuadamente el patrón de crecimiento de muchas especies. A partir de la ecuación de von Bertalanffy es posible obtener de forma sencilla otros parámetros biológicos de la población, como la tasa de mortalidad o de reclutamiento. Añadido a esto, se ha desarrollado software especializado en evaluaciones pesqueras que estima directamente los parámetros de esta curva de crecimiento al introducir la distribución de frecuencias de tallas de la población (ej. FISAT II, MULTIFAN CL). Todo esto ha conducido a un uso generalizado de la ecuación de von Bertalanffy, que en muchos casos es empleada sin comprobar

previamente su ajuste a la población de estudio (ej. Allain 1978, Gage 1992, Tomšić *et al.* 2010).

La comparación objetiva de los modelos evaluados en este trabajo mostró que el modelo de Tanaka fue el que mejor se ajustó a los datos. Este modelo, que describe un crecimiento ilimitado de los individuos, nunca antes había sido utilizado (ni evaluado) en *P. lividus*, pero sí en otros equinoideos como *Anthocardaris crassispina* (Lau *et al.* 2011), *Strongylocentrotus franciscanus* (Ebert & Russell 1993, Shelton *et al.* 2006, Zhang *et al.* 2008), o *Strongylocentrotus droebachiensis* (Russell *et al.* 1998, Russell 2000).

El modelo predice un incremento en la tasa de crecimiento hasta los 3.1 años, y un descenso progresivo hacia edades avanzadas, de manera que los erizos de 10 años no superan los $2.3 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$. El punto de inflexión de la curva coincide aproximadamente con la talla de madurez sexual de la especie en la zona de estudio (capítulo 5), reflejando la gran inversión energética que realizan los individuos adultos en reproducción a expensas del crecimiento somático.

No obstante, esta función general de crecimiento puede verse modificada por las condiciones ambientales y demográficas a las que están sometidos los erizos. Así, los individuos con más de 4 años y localizados en agregaciones alcanzaron tallas superiores que los erizos con distribución dispersa. Las ventajas que confieren las agregaciones de individuos a sus integrantes, como protección de los depredadores y del oleaje (Pearse & Arch 1969, Tuya *et al.* 2007, Vega-Suárez & Romero-Kutzner 2011), así como su localización en áreas con alta disponibilidad de alimento (Unger & Lott 1994, Alvarado 2008), generan un micro-hábitat idóneo para el desarrollo de la especie, y los individuos mejoran su estado fisiológico en comparación con los erizos dispersos. Esta hipótesis también explicaría los mayores tamaños gonadales que desarrolló *P. lividus* en las zonas de alta densidad poblacional (capítulo 5).

En otras especies de equinoideos se ha detectado un efecto negativo de la densidad poblacional sobre el crecimiento somático, como respuesta a la competencia que se establece entre individuos por el espacio o el alimento (Levitan 1988, Lau *et al.* 2011). Sin embargo, estos estudios no son comparables al nuestro porque ellos asumen que las condiciones ambientales entre áreas de alta y baja densidad son similares y que la capacidad de carga es la misma en ambos hábitats. Así, Lau *et al.* (2011) estimaron la densidad sin diferenciar los dos tipos de distribución que presenta el erizo, y por tanto

la densidad es una media del área, que no necesariamente refleja la densidad real a la que viven los individuos. Por su parte, Levitan (1988) realizó un experimento en medio controlado para estudiar el crecimiento de erizos de tres clases de talla (15 - 20, 30 - 35, 45 - 50 mm de diámetro) a tres densidades poblacionales diferentes (12, 24, 48 ind·m⁻²), pero manteniendo las demás condiciones ambientales constantes. Levitan (1988) analizó por tanto el efecto específico de la densidad sobre el crecimiento, sin tener en cuenta las características ambientales particulares que generan las agregaciones de individuos. Además, la duración del experimento fue de dos meses, y el crecimiento que experimentan individuos de 50 mm en este periodo de tiempo puede ser menor que los errores que se cometen en la medición.

Las variables ambientales asociadas a la profundidad son las responsables del aumento que sufre la tasa de crecimiento en zonas profundas. A pesar de que la disponibilidad de alimento es frecuentemente menor en estas zonas (Keats *et al.* 1984, Tuya & Duarte 2012), el crecimiento puede verse favorecido por unas condiciones hidrodinámicas moderadas, que no requieren de un gran gasto energético en mantenimiento y reparación del caparazón (Ebert 1982). Además, se observó que los individuos localizados a 4 m desarrollan gónadas de mayor tamaño que en áreas profundas (capítulo 5), contribuyendo así a una reducción de la energía disponible para el crecimiento somático.

Nuestros resultados son similares a los obtenidos por Turon *et al.* (1995), quienes detectaron un mayor crecimiento en un hábitat caracterizado por su abundante alimento e hidrodinamismo bajo. La inversión energética en reproducción también siguió el patrón inverso en este caso, y la producción gonadal fue mayor en un hábitat cambiante y sometido a un fuerte oleaje. Larsson (1968) y Nichols (1982) también observaron una relación directa entre la profundidad y el diámetro de *Echinus esculentus*, mientras que Brady & Scheibling (2006) reportaron una relación inversa entre ambas variables para *S. droebachiensis*. Cabe decir, sin embargo, que el rango batimétrico considerado en este último trabajo fue diferente al nuestro, y su estación somera coincide con nuestras áreas más profundas (8-10 m).

La variabilidad espacial que muestra el crecimiento de *P. lividus* en los bancos de pesca debería ser considerada en las estrategias de gestión pesquera. En vista de los resultados, *P. lividus* no alcanza la talla comercial en Galicia (55 mm) hasta los 4 o 5 años. Esta edad coincide con la estimada por Lustres (2001) para las poblaciones

submareales de erizo, y es más pequeña que la estimada para el intermareal (Lustres 2001). Además, dada la alta concentración de juveniles en la zona somera debería considerarse la protección de estos hábitats.



Influencia del hábitat y de la densidad poblacional en el reclutamiento y la dinámica espacial del erizo de mar *Paracentrotus lividus* en Galicia

RESUMEN

Estudiamos la estructura y dinámica poblacional del erizo *Paracentrotus lividus*, analizando el efecto de la profundidad y de la presencia de agregaciones de erizo en la distribución de tallas. El 92.1% de los reclutas observados (individuos menores de 1 año) se concentraron en las agregaciones situadas en la zona somera. En estas áreas se produce además una relación positiva y potencial entre la densidad de adultos y de reclutas, posiblemente debido a unas mayores tasas de supervivencia de los individuos pequeños al refugiarse entre las púas de los adultos. Por otra parte, la escasez de individuos menores de 40 mm a 8 y 12 m sugiere la migración de una parte de la población hacia zonas profundas cuando los individuos alcanzan aproximadamente 40 mm. En vista de los resultados, la implementación de refugios de erizo en la zona somera podría ser una herramienta de gestión pesquera efectiva para esta especie. Las altas densidades poblacionales en los refugios potenciarían el reclutamiento dada la denso-dependencia inversa de este proceso, mientras que el patrón migratorio aseguraría la exportación de biomasa hacia las zonas de pesca más profundas.

Palabras clave: Reclutamiento · Estructura de tallas · Variabilidad espacial · Migración · *Paracentrotus lividus*

* Este capítulo ha sido enviado para su publicación a la revista Marine Ecology Progress Series, con el título: Habitat and density-dependent recruitment and spatial dynamics of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in Galicia (NW Spain)

8.1. INTRODUCCIÓN

El reclutamiento, entendido como la incorporación de juveniles de una edad o talla específica a una población, puede ser considerado el cuello de botella de las poblaciones de muchos invertebrados bentónicos con fase de desarrollo larvaria (Hunt & Scheibling 1997). Debido a esto, numerosos estudios se han centrado en investigar las causas de la variabilidad espacial y temporal de este proceso en las últimas décadas (ver Ebert 1983).

Los patrones de distribución y abundancia de reclutas en estos organismos dependen del éxito reproductivo, el aporte de larvas, el asentamiento, y la mortalidad y migración de los individuos post-metamórficos (Hunt & Scheibling 1997, Balch & Scheibling 2000). Los factores que influyen en estos procesos operan e interactúan a diferentes niveles, de modo que la variabilidad en el reclutamiento también se produce a distintas escalas espaciales y temporales (Pineda 2000, Botsford 2001, Pineda *et al.* 2009). Así, las condiciones oceanográficas y las características geomorfológicas de la costa van a afectar principalmente al pool larvario y a su transporte hacia las zonas de asentamiento, actuando por tanto en una escala espacial de 100 o 1000s de km, dependiendo de la especie. Estas condiciones hidrodinámicas inciden sobre un gran número de individuos y son responsables en gran parte de la magnitud del asentamiento (Pineda 2000). Por ejemplo, Ebert (2010) examinó el reclutamiento del equinoideo *Strongylocentrotus purpuratus* desde Vancouver (Canadá) hasta Baja California (México), y atribuyó el alto reclutamiento que se produjo en latitudes intermedias a las corrientes y a la topografía costera. A una escala espacial algo menor (10s-100s km) se ha demostrado que el reclutamiento de una gran variedad de especies (erizos, cangrejos y cirrípedos) tiene poca intensidad durante los periodos de afloramiento, fenómeno oceanográfico asociado típicamente a cabos y otros salientes costeros (Ebert & Russell 1988, Wing *et al.* 1995, Wing *et al.* 1998, Lagos *et al.* 2008).

De forma similar, el reclutamiento también va a presentar variaciones a pequeña escala (10s – 1000s m), ya que está influenciado por factores que tienen un impacto local en procesos como el asentamiento o la mortalidad temprana de los individuos post-metamórficos. Éste es el caso, por ejemplo, de la disponibilidad del sustrato para el asentamiento y la presencia de corrientes locales o de microhábitats (Pineda 1994, Hunt & Scheibling 1997). La densidad de individuos también puede afectar al patrón de distribución de los reclutas en casos de denso-dependencia. En este sentido, diversos

estudios en equinoideos han sugerido una relación positiva entre la tasa de supervivencia de los reclutas y la densidad de adultos debido a la mayor protección que reciben los individuos más pequeños (Tegner & Dayton 1977, Cameron & Schroeter 1980). Esta relación podría producir variaciones en el reclutamiento a una escala de 10s m.

Estudiar el reclutamiento de equinoideos, y la estructura de tallas en general, tiene un doble interés para la comunidad científica. Dado que muchas especies son explotadas con fines comerciales y ya se han descrito numerosos casos de sobre-explotación (Keesing & Hall 1998, Andrew *et al.* 2002), uno de los objetivos de estudiar el reclutamiento y la estructura espacial de la población es contribuir a desarrollar estrategias eficientes de gestión pesquera. La organización espacial que presentan las poblaciones de erizo (1-10s km) va a reflejarse en los procesos de pesca, de manera que las estrategias de gestión deben contemplar esta componente espacial (Orensanz & Jamieson 1998, Morgan *et al.* 2000). El otro interés tiene un enfoque ecológico, ya que los equinoideos actúan como grandes reguladores de las comunidades de algas debido a su actividad herbívora (Kempf 1962, Bulleri *et al.* 1999, Tuya *et al.* 2004). Consecuentemente, toda modificación en la estructura demográfica de los equinoideos puede poner en peligro el frágil equilibrio dinámico que se ha desarrollado entre la producción primaria y los consumidores primarios (Azzolina 1988, Verlaque 1987).

Nuestro estudio fue realizado en Galicia, región con una alta dependencia socio-económica de la pesca y principal productor español de erizo (según estadísticas oficiales del Ministerio español de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente⁵ y de la Consellería do Medio Rural e do Mar de Galicia⁶). Aunque las estadísticas gallegas no muestran una disminución general de las capturas de erizo en los últimos 12 años (2001-2012), sí se han registrado cierres temporales de algunas pesquerías locales en las que se ha percibido una disminución de la abundancia del recurso (Fernández-Boán *et al.* 2012).

El objetivo principal de este trabajo es comprender la estructura y dinámica poblacional del erizo *Paracentrotus lividus*, aspectos que deben ser contemplados en la gestión de las pesquerías de erizo. Para ello se ha analizado la influencia del hábitat y de la densidad poblacional en la estructura de tallas de la población, y especialmente en la

⁵ <http://www.magrama.gob.es/es/estadistica/>

⁶ <http://www.pescadegalicia.com/>

fracción correspondiente a los individuos reclutas. Las densas agregaciones que forman los erizos en ciertas áreas están asociadas a una alta disponibilidad de alimento (Vadas *et al.* 1986, Unger & Lott 1994, Alvarado 2008) y son un mecanismo de defensa contra el oleaje y los depredadores (Pearse & Arch 1969, Freeman 2003, Vega-Suárez & Romero-Kutzner 2011). Estas circunstancias generan un microhábitat específico en el interior de las agregaciones que podría favorecer la supervivencia de los reclutas. Asimismo, hemos analizado la posible denso-dependencia del reclutamiento en el interior de las agregaciones, mecanismo identificado ya en algunas especies de equinoideos y que puede ser el gran responsable del éxito en la gestión. Por su parte, la profundidad crea un gradiente en muchas variables ambientales que pueden incidir en la estructura y dinámica de las comunidades bentónicas (Garrahou *et al.* 2002). Tanto la profundidad como la formación de agregaciones ya han sido identificados como causantes de las variaciones que experimentan el crecimiento y la reproducción del erizo en la zona de estudio (capítulo 5, capítulo 7).

8.2. METODOLOGÍA

8.2.1. Zona de estudio y estrategia de muestreo

El estudio fue realizado en las localidades gallegas de Lira y Porto do Son, entre junio de 2006 y mayo de 2008. Se muestrearon mensualmente los bancos de pesca de Ardeleiro y Os Forcados en Lira, y Son y Queiruga en Porto do Son. Se trata de áreas expuestas al oleaje que presentan grandes extensiones de sustrato rocoso con una amplia cobertura algal. Debido a la similitud del hábitat en los cuatro bancos, éstos fueron considerados réplicas del estudio.

En cada banco se definieron tres zonas de muestreo, ubicadas a 4, 8 y 12 m de profundidad, y dentro de cada una se muestrearon mediante buceo los dos tipos de distribución que presentaba el erizo: agregada y dispersa. Ambos tipos de distribución fueron identificados de forma cualitativa mediante estimas visuales de densidad de erizo, y posteriormente se testó si la clasificación se correspondía con zonas de alta y baja densidad, respectivamente. De este modo, los bancos de Lira fueron muestreados en 6 hábitats diferentes, resultantes de la combinación de las variables profundidad y tipo de densidad. En el banco de Queiruga no se identificaron agregaciones en el rango batimétrico estudiado (sólo 3 hábitats muestreados), posiblemente como

consecuencia de la pesca. Asimismo, el banco de Son sólo presentaba erizo a 4 m de profundidad y en los dos tipos de distribución (2 hábitats muestreados).

Mediante un cuadrado metálico de 50 x 50 cm se recogieron los erizos situados en la parte central de 3 agregaciones en cada profundidad. En zonas de baja densidad se utilizó un cabo de 3 m que llevaba en uno de sus extremos un plomo. Utilizando el extremo plomado como centro, se describió un círculo de 3 m de radio y se recogieron los erizos incluidos en el mismo. Al igual que en las zonas de agregación, se obtuvieron 3 réplicas a cada profundidad mediante esta operación.

8.2.2. Distribución espacial de la población

Se testó la hipótesis de que las zonas de alta densidad se corresponden con una distribución agregada, mientras que en las zonas de baja densidad el erizo es menos abundante y no llega a constituir agregaciones. Para ello cuantificamos el patrón de distribución espacial de los erizos mediante el índice de Lloyd (Lloyd 1967). A pesar de que existen otros indicadores del nivel de dispersión (ej. ratio varianza/media, índice de Morisita, o índice de Green; ver Hurlbert 1990 y Cressie 1991 para más detalles), este índice presenta la ventaja de ser relativamente independiente del tamaño de muestra y de la densidad media de la población (Hurlbert 1990). Además, ya ha sido empleado exitosamente en equinodermos (Freeman *et al.* 2001, Freeman 2003).

El índice de Lloyd L se estima como:

$$L = \frac{m}{\bar{x}}$$

Donde \bar{x} es la densidad media de *P. lividus* en cada hábitat y m es el índice medio de agregación, que representa el número de individuos que cohabitan con un individuo determinado. Se calcula de la siguiente manera:

$$m = \bar{x} + \frac{s^2}{\bar{x}} - 1$$

Donde s^2 es la varianza de las muestras. Cuando L es mayor a 1 la distribución de la especie se considera agregada, mientras que si L es igual o menor a 1 la distribución es aleatoria o uniforme, respectivamente.

A continuación describimos la distribución de densidades poblacionales en cada hábitat y estación de muestreo para el periodo completo de muestreo. Igualmente, medimos el diámetro (dimensión máxima ecuatorial sin púas) de todos los individuos con un calibre vernier (precisión ± 0.1 mm), y analizamos la distribución de frecuencia de tallas en cada hábitat para el periodo completo de muestreo utilizando clases de talla de 3 mm.

8.2.3. Reclutamiento

Definimos el reclutamiento como la presencia de individuos con tamaños comprendidos entre 5 y 16 mm, correspondientes a edades medias de 3 meses (González-Irusta 2009) y de 1 año (Ouréns *et al.* 2013), respectivamente. Aunque ocasionalmente recogimos individuos de aproximadamente 2 mm de diámetro, éstos no son fácilmente detectados a simple vista y su frecuencia puede estar subestimada. En cambio, los erizos con tallas superiores a 5 mm tuvieron una mayor representación durante los muestreos, y consideramos que estas tallas están dentro del rango de visión del buceador.

La variabilidad espacial y temporal del número de reclutas fue estudiada mediante modelos aditivos generalizados para medidas de posición, escala y forma (GAMLSS, Rigby & Stasinopoulos 2001, 2005), empleando el paquete estadístico *gamlss*⁷ del programa *R* (v. 2.15.0, R Development Core Team 2012). Estos modelos presentan una gran flexibilidad en la selección de la distribución paramétrica de los datos, permitiendo distribuciones con una gran curtosis y asimetría. Además de la posición (asociada a la media), el GAMLSS permite modelar los parámetros de escala y forma de la distribución, los cuales se relacionan con la dispersión, asimetría y curtosis de la variable de interés (Rigby & Stasinopoulos 2001).

En este estudio comprobamos el ajuste de 9 distribuciones frecuentemente usadas para modelar variables discretas: distribución de Poisson, binomial negativa tipo I y II, modelo inflado en ceros I y II, Delaporte, Poisson-Inversa Gaussiana, y distribución Sichel I y II. El número de parámetros osciló entre 1 en el caso de Poisson y 3 en las distribuciones Sichel y Delaporte (ver funciones de distribución en el Anexo 6). Siguiendo el criterio de Akaike (AIC, Akaike 1974) y el criterio bayesiano (BIC, Schwarz 1978) seleccionamos la distribución que mejor se ajustaba a nuestros datos, y a

⁷ <http://www.gamlss.org/>

continuación evaluamos el efecto de las variables categóricas profundidad y tipo de distribución (dispersa o agregada) sobre el número de reclutas. La variabilidad temporal del reclutamiento fue evaluada al introducir un suavizado de la variable numérica *Mes* empleando *splines* cúbicos. Como sugiere Rigby & Stasinopoulos (2005), el nivel de suavizado fue restringido entre los valores que minimizaban el AIC y BIC. Ambos valores pueden ser dispares, ya que el BIC tiende a ser más restrictivo que el AIC (Stasinopoulos & Rigby 2007). Por tanto, el valor final del suavizado fue seleccionado visualmente, minimizando lo máximo posible los grados de libertad efectivos para hacer parsimonioso el modelo. En nuestro caso consideramos que empleando 6 grados de libertad efectivos obteníamos un buen balance entre el suavizado y el ajuste a los datos.

La variabilidad producida por las áreas y años de muestro fue incorporada en la estructura aleatoria del modelo. Para ello creamos una nueva variable denominada *Banco-año* (8 niveles), que es el resultado de combinar las variables banco (4 niveles: Ardeleiro, Os Forcados, Son, Queiruga) y año (2 niveles: 2006/07, 2007/08). Dado que las superficies muestreadas en las zonas de alta y baja densidad fueron distintas, fue necesario introducir el logaritmo del área de muestreo como una variable *offset* en la ecuación.

Todas las variables independientes fueron introducidas para modelar los distintos parámetros de la distribución, y a continuación eliminamos aquéllas que no mejoraban de forma significativa el ajuste del modelo mediante un procedimiento de eliminación hacia atrás.

Usamos métodos gráficos (residuos vs. respuesta, qq-plots, worm plots, etc.) para evaluar la normalidad de los residuos cuantiles aleatorizados y su independencia de la variable respuesta. Estos residuos son especialmente adecuados en modelos no gaussianos con una variable respuesta categórica, donde los residuos estándar están generalmente alejados de la normalidad y homocedasticidad (Dunn & Smyth 1996). Estas propiedades garantizan que el modelo describe toda la información sistemática, dejando sólo fuera el ruido distribuido de forma aleatoria.

A continuación, estudiamos la existencia de una posible denso-dependencia del reclutamiento. Dada la protección que ofrecen los adultos a los juveniles en otras especies de equinoideos (Tegner & Dayton 1977), se podría esperar una relación

directa entre la densidad de reclutas y adultos (erizos con diámetros superiores a 24.7 mm, capítulo 5).

Se testaron dos hipótesis complementarias sobre la naturaleza de la denso-dependencia. Así, una primera opción sería que esta relación fuese lineal suponiendo que la superficie de protección es proporcional a la superficie que ocupan los adultos. No obstante, una segunda opción sería que existiese una relación potencial si los reclutas utilizan el agregado como una estructura tridimensional, y por tanto su densidad depende más del volumen que de la superficie de la agregación. Para comprobar estas hipótesis comparamos mediante el AIC el ajuste de un modelo lineal y de un modelo potencial entre la densidad de reclutas y adultos. Para ello empleamos modelos mixtos no lineales (paquete *nlme* de *R*, Pinheiro & Bates 2000), usando de nuevo la variable *Banco-año* como aleatoria. La heterocedasticidad fue corregida al permitir una estructura de la varianza con diferente amplitud para cada categoría de *Banco-año*.

8.3. RESULTADOS

8.3.1. Patrones espaciales de distribución

El índice de Lloyd medio estimado para las zonas de alta densidad fue superior a 1 en todos los bancos de pesca y a todas las profundidades muestreadas, correspondiéndose por tanto con una distribución agregada (Fig. 8.1). En cambio, este índice fue muy inferior a 1 en todas las zonas de baja densidad que analizamos, lo que indica una distribución uniforme. Según estos resultados, los muestreos llevados a cabo en las zonas de alta y baja densidad fueron apropiados para discernir los dos tipos de distribución que presenta el erizo en la zona de estudio.

Tal y como cabría esperar, la distribución de densidades fue muy diferente en zonas con y sin agregación de erizos (Fig. 8.2), siendo la densidad media de 95.88 ± 4.07 (media \pm SE) ind·m⁻² en las agregaciones, y de 0.47 ± 0.01 ind·m⁻² en zonas sin agregados. La densidad fue superior a 4 m que a 8 y 12 m, y este patrón batimétrico se observó tanto en las zonas de alta como de baja densidad y en todos los bancos (Tabla 8.1). Los agregados más densos se observaron en Son, donde alcanzaron valores máximos de 684 ind·m⁻². Esta zona presentó también la talla media más pequeña (37.3 ± 0.3 mm) debido a la presencia de un gran número de juveniles.

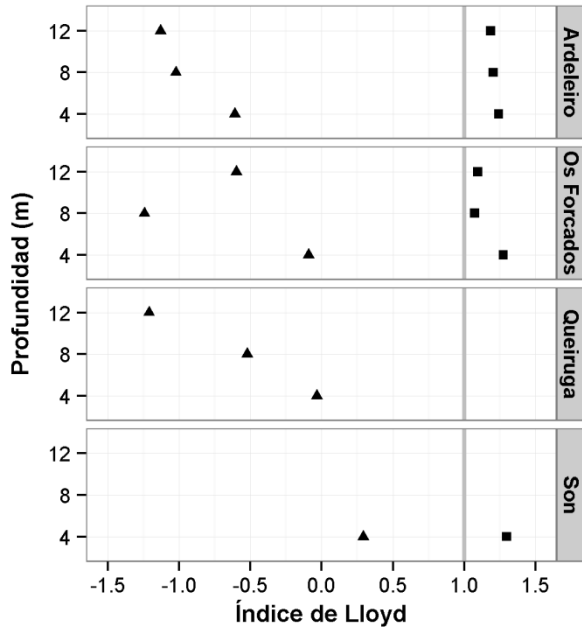


Fig. 8.1. Índice de Lloyd medio para cada hábitat muestreado. Los triángulos representan las zonas de baja densidad poblacional y los cuadrados zonas de alta densidad.

En general, los individuos menores de 40 mm fueron poco frecuentes a 8 y 12 m (Fig. 8.3), y consecuentemente el diámetro medio fue mayor en las zonas profundas (47.6 ± 0.2 mm a 4 m, 64.1 ± 0.2 mm a 8 m y 67.3 ± 0.1 mm a 12 m). Igualmente, la talla máxima de los erizos aumentó con la profundidad, y mientras que a 12 m se observaron erizos de hasta 96 mm de diámetro, la talla máxima a 4 m fue de 87 mm. El tipo de distribución espacial también influyó en la estructura de tallas. Los individuos situados en zonas de baja densidad eran en promedio más grandes que los de las agregaciones (61.2 ± 0.1 y 49.5 ± 0.2 mm, respectivamente) debido a una baja representación de los erizos juveniles en estas zonas. Estas diferencias se minimizaron al aumentar la profundidad (Tabla 8.2).

Tabla 8.1. Densidad media poblacional de *P. lividus* y su error estándar en cada hábitat muestreado. AD: zonas de alta densidad poblacional (agregaciones), BD: zonas de baja densidad poblacional.

	Ardeleiro		Os Forcados		Queiruga		Son	
	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD
4	76.44 ± 4.86	0.56 ± 0.03	132.70 ± 8.48	0.78 ± 0.04	-	0.69 ± 0.06	227.88 ± 15.55	0.61 ± 0.08
8	61.90 ± 3.74	0.46 ± 0.02	50.74 ± 2.04	0.42 ± 0.02	-	0.45 ± 0.05	-	-
12	57.40 ± 3.33	0.42 ± 0.03	50.81 ± 2.09	0.49 ± 0.04	-	0.36 ± 0.04	-	-

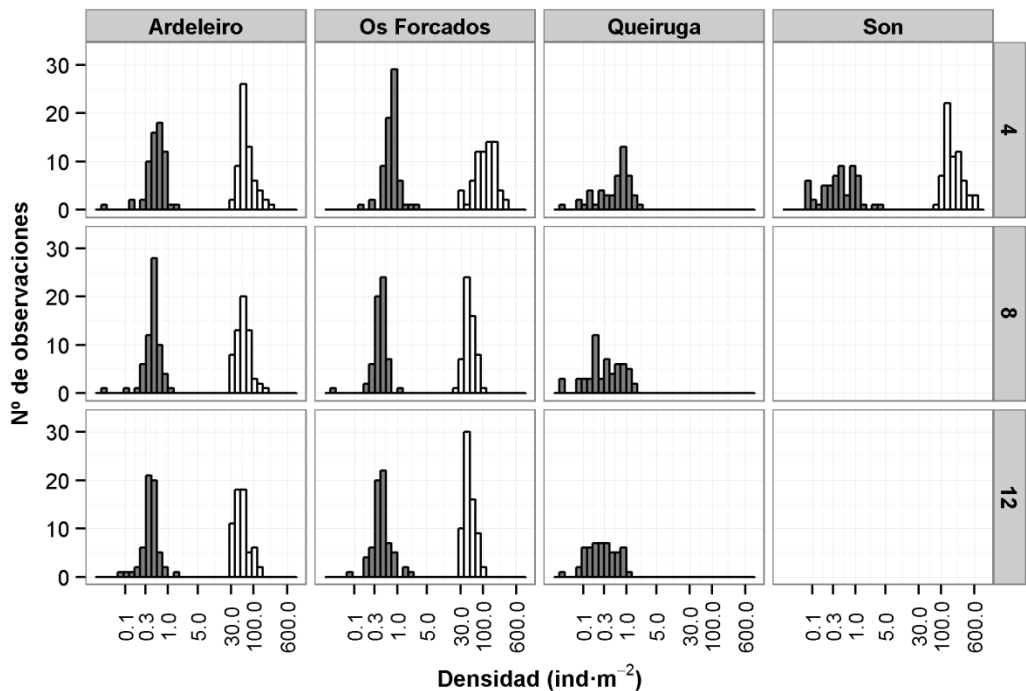


Fig. 8.2. Distribución de densidades poblacionales de *P. lividus* en cada área de muestreo y profundidad. Las barras oscuras corresponden con zonas de baja densidad poblacional y las blancas con zonas de agregación de erizo. Nótese que la escala de densidades es logarítmica.

Tabla 8.2. Diámetro medio de *P. lividus* y su error estándar en cada hábitat muestreado. AD: zonas de alta densidad poblacional (agregaciones), BD: zonas de baja densidad poblacional.

	Ardeleiro		Os Forcados		Queiruga		Son	
	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD
4	53.0 ± 0.4	56.3 ± 0.4	44.8 ± 0.3	51.9 ± 0.3	-	63.1 ± 0.3	37.3 ± 0.3	49.7 ± 0.3
8	60.6 ± 0.4	63.2 ± 0.3	64.7 ± 0.4	65.7 ± 0.3	-	66.1 ± 0.3	-	-
12	67.2 ± 0.3	67.8 ± 0.3	67.2 ± 0.3	67.0 ± 0.2	-	66.1 ± 0.3	-	-

8.3.2. Densidad de reclutas

Al igual que los erizos adultos, los reclutas presentaron una distribución espacial con un nivel de agregación muy elevado, estando ausentes en el 87% de las muestras. No obstante, su densidad fue alta en aquellas zonas donde estaban presentes, alcanzando valores medios de 36.9 ± 6.4 reclutas·m⁻² (media ± SE) a 4 m y reduciéndose a 2.03 ± 0.66 y 1.81 ± 0.69 reclutas·m⁻² a 8 y 12 m, respectivamente. Su presencia fue especialmente elevada en las agregaciones de erizos, donde se encontraron el 92.3% de los reclutas observados (Tabla 8.3).

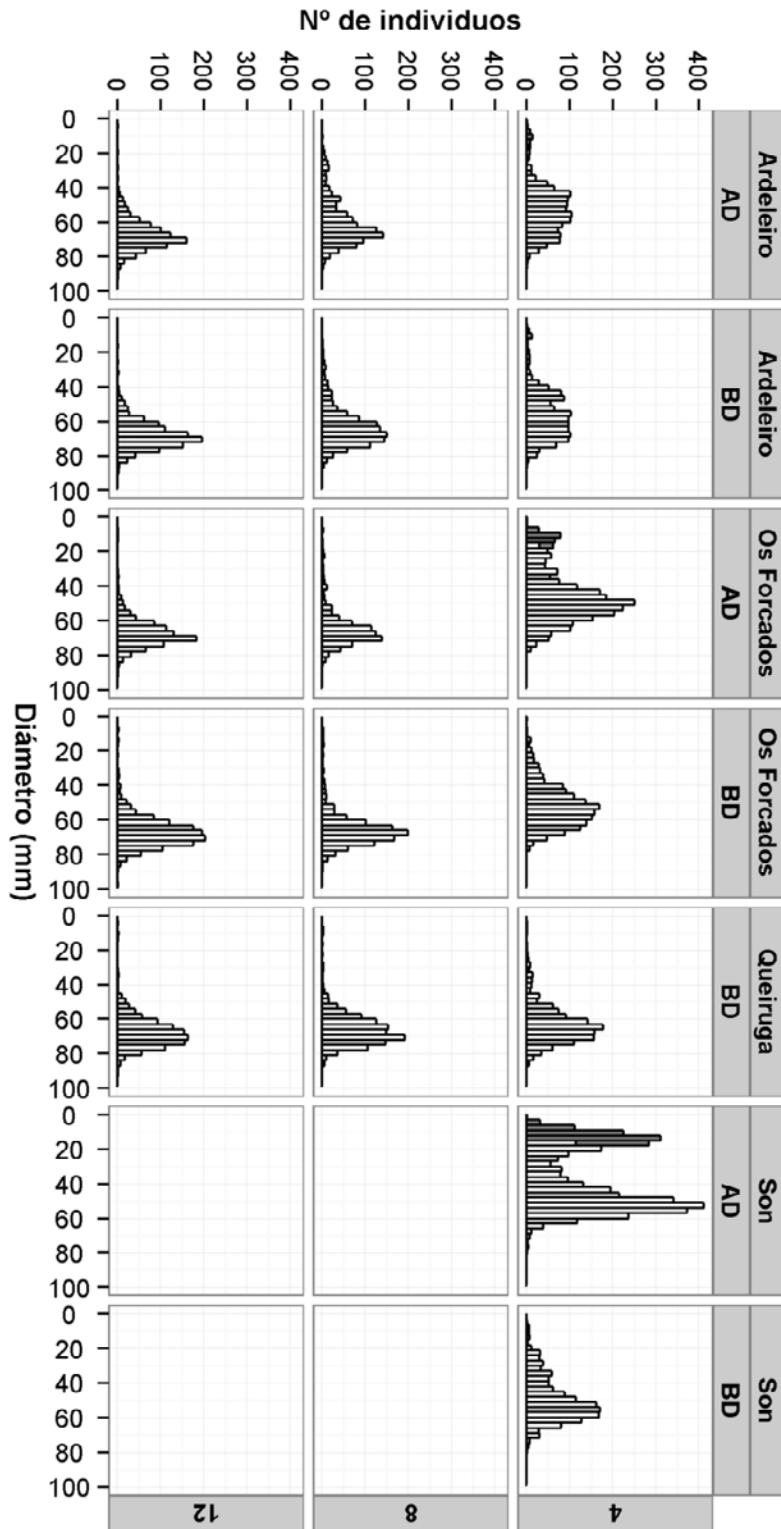


Fig. 8.3. Distribución de tallas de *P. lividus* en cada área de muestreo y profundidad. AD y BD representan las zonas de alta y baja densidad, respectivamente. Las barras oscuras corresponden con individuos menores de 16 mm y que todavía no han alcanzado el año de edad.

Tabla 8.3. Número de muestras obtenidas en cada hábitat y el número total de erizos recolectados. Se muestra el número de reclutas de *P. lividus* observados en cada hábitat de estudio durante los dos años de muestreo. AD: alta densidad, BD: baja densidad.

Estación	Nº muestras	Nº erizos	Nº reclutas					
			4 m		8 m		12 m	
			AD	BD	AD	BD	AD	BD
Ardeleiro	352	5340	38	26	2	1	1	1
Os Forcados	363	6617	199	18	3	6	3	4
Queiruga	152	2137	-	3	-	2	-	2
Son	113	4288	787	16	-	-	-	-

La abundancia de reclutas también varió entre estaciones de muestreo, y su mayor densidad fue obtenida en Son, con un valor medio de 61.7 ± 12.5 reclutas·m⁻². Estas diferencias espaciales, producidas a una escala de 10s km, posiblemente estén relacionadas con las corrientes y la advección de larvas. En cualquier caso, este estudio no permite identificar las causas que producen estas variaciones, y por tanto la variabilidad asociada a las estaciones de muestreo fue incluida en la estructura aleatoria de los modelos estadísticos.

La distribución Poisson-Inversa Gaussiana (PIG), que permite una mayor asimetría que la binomial negativa y la Poisson, fue la que mejor se ajustó a los datos. Se trata de una distribución discreta de Poisson en la que el parámetro lambda que la caracteriza es en sí misma una variable aleatoria que se distribuye de acuerdo a una distribución gaussiana inversa (IG). Esta distribución es una simplificación de la Sichel I cuando el parámetro de forma (ν) toma el valor -0.5. Por tanto, aunque las distribuciones Sichel mostraron una desviación similar a la PIG, esta última distribución es más parsimoniosa al estimar un parámetro menos, y su AIC y BIC fueron menores (Tabla 8.4).

La media (μ) y la desviación estándar (σ) de la distribución fueron relacionadas con las covariables mediante una función logarítmica. Siguiendo el criterio de AIC, el modelo final fue simplificado con respecto al inicial en la función logarítmica para la desviación estándar, mientras que la función para la media permaneció invariable. El modelo final ajustado fue el siguiente:

$$\ln(\mu) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{Prof}_8 + \beta_2 \cdot \text{Prof}_{12} + \beta_3 \cdot \text{Distribución} + g(\text{Mes}) + \ln(\text{Área}) + \gamma \cdot \text{Banco} - \text{año}$$

$$\ln(\sigma) = \delta_0 + \delta_1 \cdot \text{Prof}_8 + \delta_2 \cdot \text{Prof}_{12} + \ln(\text{Área})$$

Donde β_0 , β_1 , β_2 y β_3 son los efectos fijos que determinan la parte lineal del modelo para $\ln(\mu)$; $g(\cdot)$ representa una función no lineal de la variable fija *Mes*; γ es el efecto aleatorio, que en nuestro modelo final sigue una distribución $N(0, 1.74)$. Por su parte, δ_0 , δ_1 y δ_2 son los efectos fijos asociados al modelo lineal para $\ln(\sigma)$. *Prof₈* y *Prof₁₂* son variables dummy que toman el valor 1 cuando la profundidad es 8 y 12 m respectivamente, y el valor 0 en otro caso. Análogamente, *Distribución* es la variable dummy que toma el valor 1 cuando es dispersa y 0 cuando es agregada.

Tabla 8.4. Ajuste de las funciones de distribución empleadas para modelar la densidad de reclutas de *P. lividus*. Se indica el número de parámetros de la distribución, los grados de libertad (gl), el criterio de Akaike (AIC), el criterio bayesiano (BIC) y la desviación del ajuste.

Distribución	Parámetros	gl	AIC	BIC	Deviance
Poisson-Gausiana inversa	2	16.9	1213.1	1295.8	1179.3
Sichel I	3	17.9	1215.1	1302.7	1179.3
Sichel II	3	17.9	1215.3	1302.9	1179.5
Delaporte	3	18.0	1218.0	1306.0	1182.0
Binomial negativa I	2	16.8	1223.8	1306.0	1190.2
Binomial negativa II	2	16.7	1229.6	1311.1	1196.3
Poisson inflado en ceros I	2	17.5	1979.6	2065.2	1944.6
Poisson inflado en ceros II	2	17.5	1980.3	2065.6	1945.4
Poisson	1	15.1	2434.9	2508.5	2404.7

La densidad de reclutas disminuyó con la profundidad, siendo 45 y 66 veces superior a 4 m que a 8 ($p < 0.01$) y 12 m ($p < 0.01$), respectivamente (Tabla 8.5). La desviación estándar de la distribución siguió el mismo patrón, y mientras que a 4 m tomó un valor de 22.97, a 8 y 12 m se redujo a 0.75 y 0.20, respectivamente. En cambio, ninguno de los dos parámetros del modelo mostró diferencias significativas entre 8 y 12 m ($p = 0.52$ para la media y $p = 0.62$ para la desviación estándar).

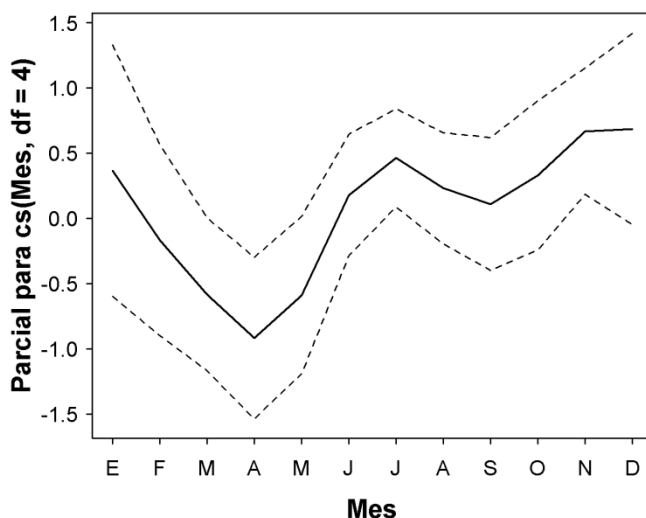
Las zonas de agregación fueron los hábitats preferentes para el reclutamiento, ya que la densidad de reclutas en estas zonas fue en promedio 76 veces superior que en las áreas de baja densidad poblacional, según el modelo estadístico (Tabla 8.5). Este proceso también presenta variaciones estacionales, y aunque se encontraron reclutas durante todo el año (lo cual es en parte consecuencia de la propia definición operativa de lo que consideramos reclutas), éstos fueron más frecuentes durante verano y otoño (Fig. 8.4).

Tabla 8.5. Efecto de las variables explicativas sobre la densidad media de reclutas de *P. lividus* (μ) y sobre la desviación estándar de la distribución (σ), de acuerdo con la estructura fija del modelo GAMLSS. Se tomó como referencia la zona de 4 m y alta densidad poblacional.

	Estima	SE	t valor	p valor
ln (μ)				
Intercept	1.307	0.324	4.037	< 0.001
8 m	-3.815	0.401	-9.516	< 0.001
12 m	-4.185	0.405	-10.340	< 0.001
Baja densidad	-4.335	0.314	-13.787	< 0.001
Mes	0.108	0.041	2.650	0.008
ln (σ)				
Intercept	3.134	0.199	15.759	< 0.001
8 m	-3.416	1.407	-2.428	0.015
12 m	-4.752	2.049	-2.319	0.021

Finalmente, la relación positiva entre la densidad de reclutas y de adultos en las zonas preferentes de reclutamiento (agregaciones situadas a 4 m) confirma que este proceso está sometido a mecanismos depensatorios. El modelo potencial describió mejor la relación entre ambas densidades que el modelo lineal (AIC = 1596.2 y 1605.6, respectivamente). El exponente de la ecuación fue superior a 1, lo que indica un incremento en el número de reclutas por adulto cuando aumenta la densidad poblacional (Fig. 8.5).

Fig. 8.4. Efecto parcial del mes sobre el logaritmo de la densidad de reclutas de *P. lividus*. La respuesta está centrada en 0, de modo que valores inferiores a 0 indican una densidad de reclutas menor a la media anual. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95 % estimados por el modelo.



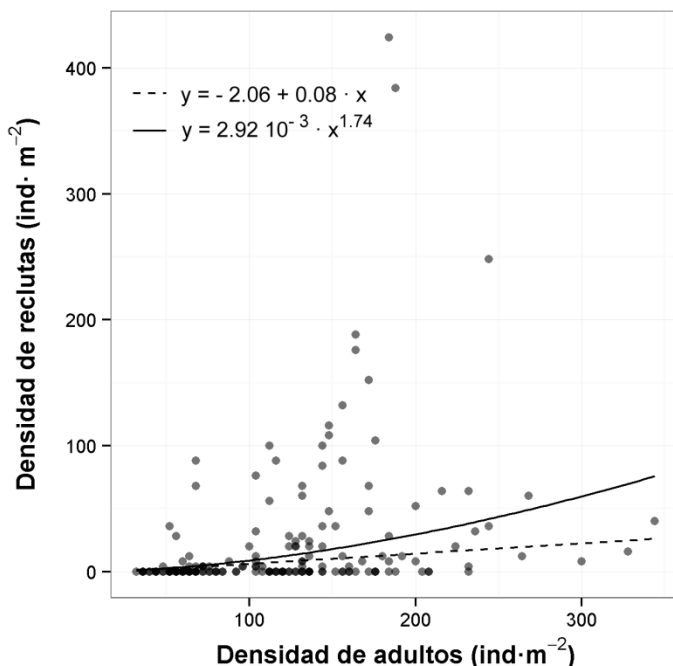


Fig. 8.5. Estimación de funciones lineal y potencial entre la densidad de reclutas y la densidad de adultos de *P. lividus* en las zonas preferentes de reclutamiento (agregaciones a 4 m).

8.4. DISCUSIÓN

La presencia de agregaciones y la profundidad juegan un papel muy importante en la dinámica poblacional de *P. lividus*. El efecto de la profundidad está relacionado con el gradiente batimétrico que presentan muchos factores abióticos, como la temperatura, la luz, el movimiento del agua o la concentración de nutrientes (Garrahou *et al.* 2002). Así, el infralitoral más somero presenta frecuentemente una alta disponibilidad de alimento para los equinoideos (Kempf 1962, Keats *et al.* 1984, Zabala & Ballesteros 1989), factor que puede favorecer el asentamiento (Hereu *et al.* 2004) y el reclutamiento de *P. lividus* en este hábitat. Este mismo patrón fue descrito por Rogers-Bennett *et al.* (1995) para *Strongylocentrotus franciscanus*, quienes sólo encontraron en zonas profundas (11 m) un 12% del total de los juveniles muestreados.

A pesar del alto hidrodinamismo que caracteriza a la zona superficial (Garrahou *et al.* 2002), muchas especies bentónicas presentan mayores abundancias en este hábitat (Coleman *et al.* 2007), incluidos algunos depredadores de *P. lividus* como la estrella de

mar *Marthasterias glacialis* (Tuya & Duarte 2012). Bajo estas condiciones, los equinoideos desarrollan mecanismos de defensa contra los depredadores y el oleaje, como la formación de cavidades en el sustrato que utilizan como refugio (Chelazzi *et al.* 1997, Tuya *et al.* 2007), o la formación de agregaciones muy densas donde los individuos entrelazan sus púas para aumentar la superficie de adhesión al sustrato (Freeman 2003).

Estas densas agregaciones superficiales ofrecen protección a los reclutas, y es aquí donde se concentra el 92.1% del reclutamiento observado en nuestro caso. En esta dirección apuntan numerosos estudios observacionales y experimentales que han encontrado una denso-dependencia inversa del reclutamiento en equinoideos como *S. franciscanus* (Tegner & Dayton 1977, Breen *et al.* 1985, Sloan *et al.* 1987, Rogers-Bennett *et al.* 1995) o *P. lividus* (González-Irusta 2009).

Los reclutas de ambas especies se alojan entre las púas de la zona oral de los adultos (Tegner & Dayton 1977, observación personal), pero en agregados muy densos el espacio que queda entre individuos es pequeño y puede servir también de refugio a los erizos de menor tamaño. Debido al aumento potencial que experimenta la superficie protegida por los adultos a altas densidades, la relación que se establece entre la densidad de adultos y de reclutas es también potencial, con un exponente superior a 1. Este resultado no puede ser comparado con otros estudios, ya que sólo tenemos constancia de dos trabajos en equinoideos que hayan buscado una función que relacione la densidad de reclutas y de adultos (González-Irusta 2009, Palleiro-Nayar *et al.* 2011). En ambos casos se ajustó exclusivamente un modelo lineal, el cual presentaba un coeficiente de correlación bajo ($R^2 < 0.28$).

Cabe mencionar, sin embargo, que la denso-dependencia del reclutamiento no es común para todos los equinoideos, ya que en especies como *S. purpuratus* (Tegner & Dayton 1977) y *Strongylocentrotus droebachiensis* (Pearce & Scheibling 1991, Nishizaki & Ackerman 2007) no se ha observado una asociación entre adultos y reclutas. En estos casos los juveniles parecen buscar protección en las grietas y oquedades del sustrato rocoso (Scheibling & Raymond 1990, Scheibling & Hamm 1991).

Aunque los resultados de esta tesis se limitan al infralitoral, existen evidencias que demuestran que las densas agregaciones que se forman en el intermareal también juegan un papel importante en el reclutamiento de la especie. Pérez-Fernández *et al.*

(2008) examinaron el reclutamiento de *P. lividus* en las charcas de marea de Lira y Porto do Son, donde las densidades poblacionales alcanzan valores medios de 529.0 ± 18.0 y 680.9 ± 16.8 ind·m⁻², respectivamente (máximo: 1625 ind·m⁻², mínimo: 100 ind·m⁻²). Los individuos que ocupan este hábitat tienen diámetros corporales generalmente menores de 50 mm, y en este estudio sólo el 11% de los erizos del intermareal superaron la talla mínima comercial (55 mm), mientras que el 29.3% de los ejemplares capturados eran menores de 15 mm (Elsa Vázquez, comunicación personal). En vista de estos resultados, parece que tanto el intermareal como el infralitoral más somero son hábitats idóneos para el reclutamiento de erizo. En esta misma dirección señalan los resultados de González-Irusta (2009), quien encontró que los erizos menores de 20 mm llegaban a representar el 25.7% de las muestras obtenidas en algunas zonas del intermareal de Cantabria.

En cuanto al patrón temporal, las mayores densidades de reclutas que se detectaron en verano y otoño son coherentes con el ciclo vital de *P. lividus*. En nuestra zona de estudio se produce una puesta anual entre abril y mayo principalmente (capítulo 5). Después de una fase larvaria de 23-29 días (Pedrotti 1993), los erizos sufren la metamorfosis y se fijan al sustrato. Estos individuos miden aproximadamente 0.3 mm (Tomas *et al.* 2004, Hereu *et al.* 2004), y tardarán tres meses en alcanzar los 5 mm (González-Irusta 2009) y ser considerados reclutas en este estudio. Resultados similares a los nuestros fueron detectados por Lozano *et al.* (1995) y por Azzolina & Willsie (1987) en el Mediterráneo, quienes encontraron una mayor abundancia de reclutas en el periodo comprendido entre junio-julio y noviembre. Azzolina & Willsie (1987) sugieren que el descenso que experimentan los reclutas durante el invierno puede ser consecuencia de un aumento de su mortalidad, relacionada con las tormentas y fuertes oleajes típicos de esta época del año.

La variabilidad espacial que observamos en el reclutamiento es el resultado de las variaciones que se producen en el asentamiento y en las tasas de mortalidad de los individuos post-metamórficos. Esta variabilidad, junto con los procesos migratorios, son los que van a determinar en gran parte el tamaño y la estructura espacial de las poblaciones de invertebrados bentónicos (Kenner 1992, Hunt & Scheibling 1997, Tomas *et al.* 2004). Así, el elevado reclutamiento de *P. lividus* a 4 m es causante de las altas densidades poblacionales y la disminución del tamaño medio de los erizos en zonas someras.

Por otro lado, la escasez de individuos menores de 40 mm y el bajo reclutamiento que se produce a 8 y 12 m parecen indicar un desplazamiento de los erizos desde las zonas someras hacia las más profundas, una vez que los individuos alcanzan cierto tamaño. Este desplazamiento batimétrico ya fue propuesto con anterioridad por Lecchini *et al.* (2002) para la especie de estudio y por Agatsuma *et al.* (2006) en *Hemicentrotus pulcherrimus*, sugiriendo la disponibilidad de alimento como el principal factor promotor de este desplazamiento. En este mismo sentido, en el estudio realizado por Fernandez *et al.* (2001) se observó una migración de *P. lividus* desde las zonas de reclutamiento hacia las áreas de crecimiento, caracterizadas por una gran abundancia de algas.

Quedan pendientes de investigación los factores que intervienen en el patrón migratorio descrito en nuestro estudio, aunque podemos barajar varias hipótesis. Así, cambios ontogenéticos en la alimentación (Guillou & Michel 1993) o una mayor abundancia de alimento per cápita en las zonas profundas (dadas las altas densidades poblacionales de la zona somera), podrían provocar la migración de una parte de la población. No obstante, otros factores como la competencia, la depredación, o la acción del oleaje también podrían intervenir en este desplazamiento (Freeman 2003). Los erizos de pequeño tamaño son capaces de encontrar refugio del oleaje y de los depredadores en las oquedades y grietas del sustrato o entre las púas de individuos de mayor tamaño. Una vez que alcanzan cierto tamaño la presión que ejercen los depredadores y la probabilidad de encontrar refugio disminuye (Sala 1997), por lo que los erizos quizá migren hacia zonas más profundas buscando un menor impacto del oleaje.

Sea cual fuere la causa, este patrón migratorio y unas tasas de crecimiento mayores en las zonas profundas (Ouréns *et al.* 2013) podrían explicar el aumento de talla que hemos observado en esta especie con la profundidad, y que también se produce en otros equinoideos (Larsson 1968, Nichols 1982, Freeman 2003).

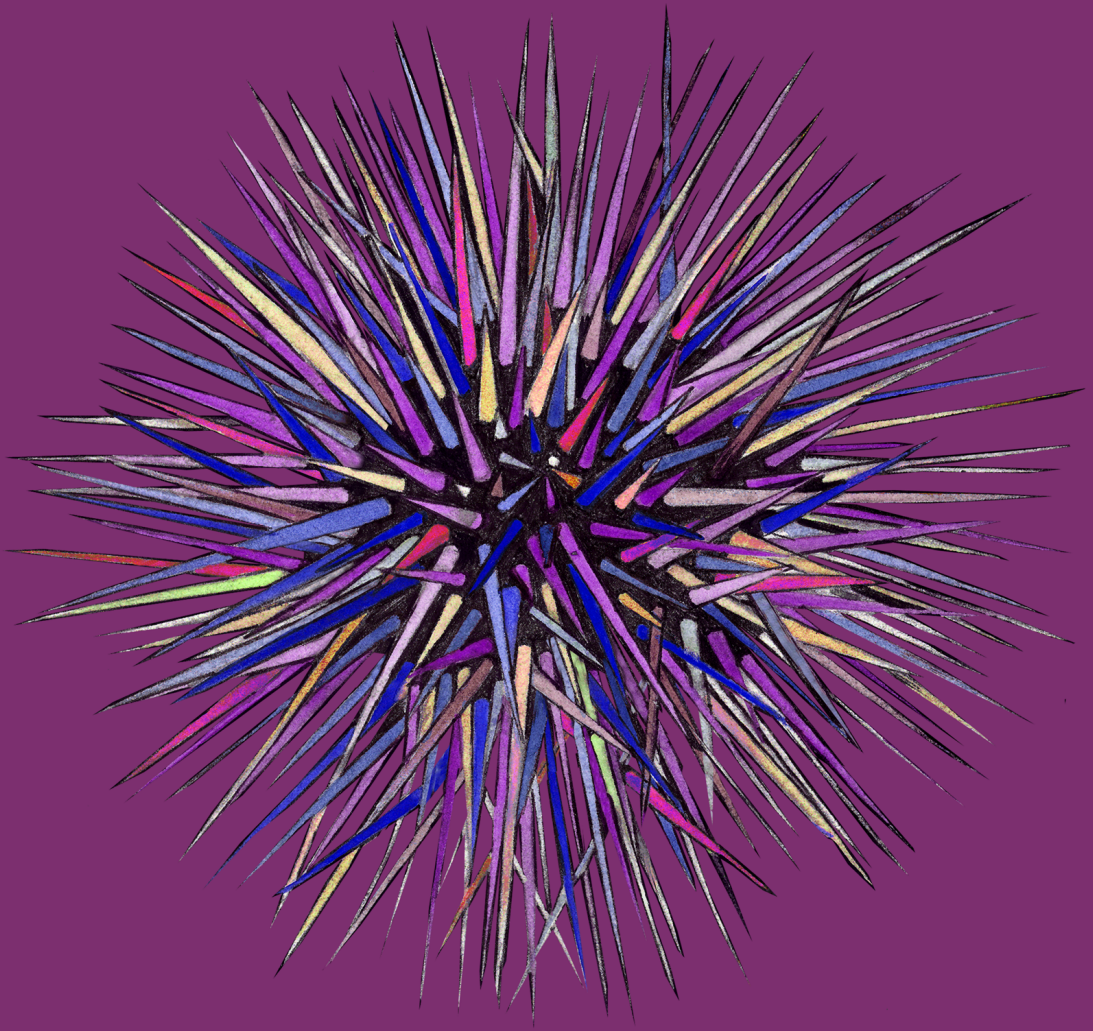
A partir de estos resultados se pueden extraer dos conclusiones de gran importancia para la gestión pesquera. En primer lugar, las medidas de regulación deben tener en cuenta los efectos Allee o depensatorios (Allee 1931) que experimentan las poblaciones de erizo. Una disminución de la biomasa reproductora en las zonas de pesca no sólo reduce el éxito reproductivo (Pennington 1985, Levitan & Sewell 1998), sino también el reclutamiento y el tamaño poblacional de la siguiente cohorte. En

consecuencia, la explotación de las agregaciones debe ser parcial, de manera que al finalizar la campaña de pesca queden suficientes adultos para garantizar el reclutamiento. Uno de los retos futuros para la gestión pesquera es la estimación de la densidad mínima umbral que debe mantenerse, y que sería un indicativo del límite máximo de explotación que pueden tolerar las agregaciones de *P. lividus*.

Por otra parte, el establecimiento de reservas de erizo en áreas someras (~ 5 m) protegería una parte importante del stock reproductivo e incrementaría el reclutamiento, dadas las altas densidades poblacionales que se alcanzarían en la zona protegida. Una vez que los individuos alcanzasen el tamaño adecuado, se produciría la migración descrita anteriormente hacia hábitats más profundos y sometidos a explotación.

La implementación de reservas o refugios como herramienta de gestión pesquera ya ha sido propuesta para diversos recursos bentónicos, incluidos los equinoideos (Quinn *et al.* 1993, Botsford *et al.* 1999, Bertelsen & Cox 2001, Lipcius *et al.* 2003). Los resultados de Rogers-Bennett *et al.* (1995) fueron similares a los de este estudio en cuanto a la distribución batimétrica y denso-dependencia de los reclutas en una población de *S. franciscanus*, y en este caso también se propuso la creación de reservas someras.

Además, las zonas más próximas a costa no suelen recibir un gran esfuerzo de pesca en Galicia. Según la Consellería do Mar de Galicia, el erizo del intermareal fue explotado en 2012 por tan sólo 8 organizaciones de pescadores, mientras que la recolección de este recurso en el infralitoral se extendió por toda la costa gallega (28 organizaciones). Por otra parte, las frecuentes tormentas que se producen en Galicia durante la época de pesca (octubre-abril) obligan a la flota a trabajar en zonas profundas donde la acción del oleaje es menor. El aumento que se produce en la talla media de los erizos con la profundidad también fomenta este patrón en las operaciones de pesca (según comentarios de los pescadores), ya que a 4 m sólo el 39% de los erizos alcanzaron la talla comercial en nuestra zona de estudio, mientras que a 12 m este porcentaje aumentó al 93%. Debido a este comportamiento de los pescadores, la implementación de reservas en los hábitats someros no debería ser una medida muy conflictiva, y evitaría que la pesca se extendiese a los hábitats de reclutamiento en caso de una disminución de la abundancia del recurso en zonas más profundas.



9.1. EFECTOS DEL HÁBITAT Y DE LA DENSO-DEPENDENCIA EN LA ESTRATEGIA VITAL Y DINÁMICA POBLACIONAL DEL ERIZO *PARACENTROTUS LIVIDUS*

Los equinoideos presentan una estructura metapoblacional compuesta por un conjunto de unidades espaciales de diferentes tamaños (Fig. 9.1). A pequeña escala los erizos forman agregados o micro-stocks (*patches* en inglés), en donde los individuos están muy próximos, existiendo contacto físico en la mayoría de los casos. El espacio que ocupan los micro-stocks es de unas pocas decenas de m² (Morgan & Shepherd 2006), y están separados entre sí por espacios con un hábitat similar en los que sólo se encuentran erizos aislados. A su vez, podemos considerar que los agregados más o menos próximos forman una población local (que ocuparía 1-10s km). La delimitación de la población es algo arbitraria, pero en esencia se caracteriza por presentar una continuidad en su hábitat y estar separada de otras poblaciones adyacentes por un espacio que no posee el hábitat adecuado para la colonización del erizo. Además, los individuos dentro de una población local interactúan y se reproducen entre sí debido a los movimientos que realizan los individuos entre los agregados. En cambio, esta interacción no ocurre entre las poblaciones adyacentes de una metapoblación (100s km), dado que las separan áreas amplias de hábitat inaccesible, y por tanto sólo están conectadas por dispersión larvaria (Morgan & Shepherd 2006).

Debido a esta compleja estructura espacial, es necesario emplear una variedad de escalas para poder comprender la estrategia vital y dinámica poblacional de los equinoideos (Orensanz & Jamieson 1998). Así, diversos estudios genéticos y de reclutamiento (Ebert & Russell 1988, Calderón *et al.* 2012) han demostrado que la advección larvaria es un proceso de macro-escala (100s km). Mientras, la dinámica

poblacional tiene lugar a meso-escala (1-10s km; ej. Sellem *et al.* 2000, Garmendia *et al.* 2010), y el movimiento de los equinoideos y los procesos de denso-dependencia ocurren a micro-escala (10s-100s m; ej. Dumont *et al.* 2006, Alvarado 2008).

Esta tesis describe y analiza las causas que producen variaciones a micro- y meso-escala en el crecimiento, reproducción, reclutamiento y la estructura de tallas de *Paracentrotus lividus*, con el fin de comprender su estrategia vital y dinámica poblacional.

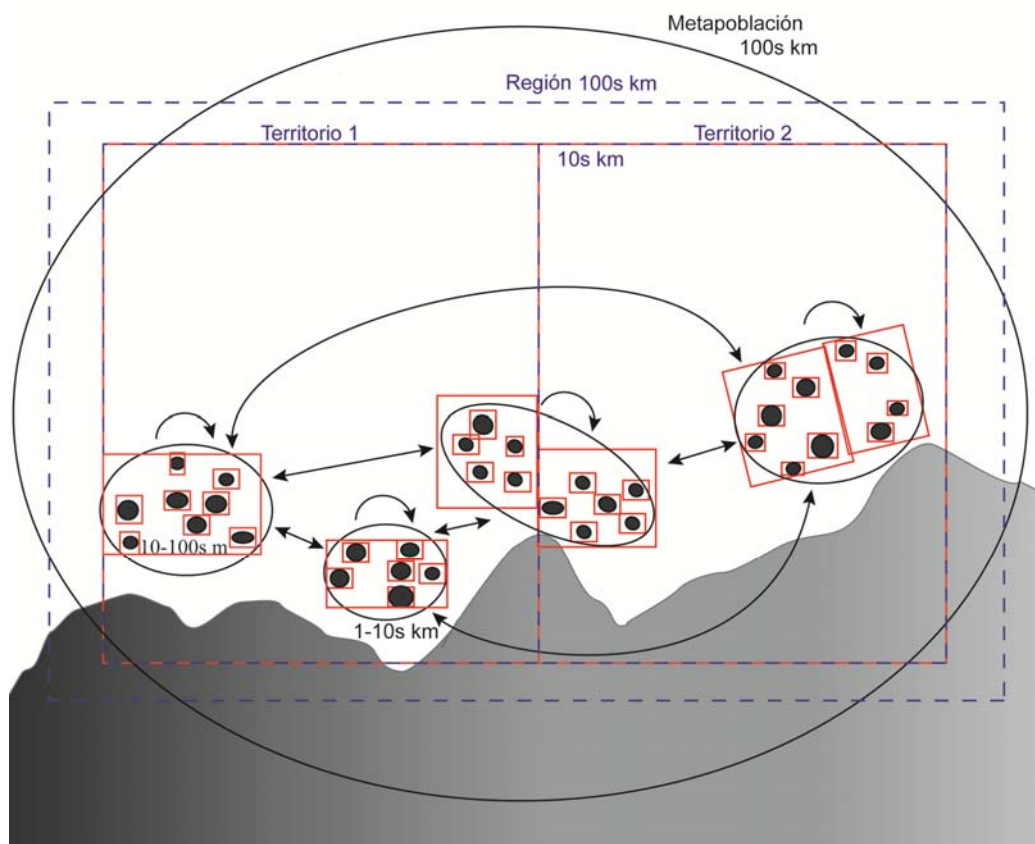


Fig. 9.1. Representación esquemática de la estructura espacial de una metapoblación de erizo formada por 4 poblaciones locales y numerosos micro-stocks, representados por círculos opacos negros. Las flechas indican los posibles flujos larvarios. Los recuadros rojos representan las escalas operativas en la actividad pesquera (de menor a mayor: fuerza, banco y área de pesca), y los azules representan un escenario probable para las escalas de gestión (de menor a mayor: territorial y regional). En este caso una población local queda dividida entre dos territorios explotados y gestionados de forma independiente (Figura redibujada a partir de la Fig. 6-1 de Morgan & Shepherd 2006).

Nuestros resultados indican que la profundidad, la presencia de agregaciones y su densidad van a influir de forma importante en la estrategia vital del erizo y en su dinámica poblacional. La protección que generan las agregaciones a sus integrantes permite que éstos mejoren su *fitness* con respecto a los erizos que viven aislados, dado que incrementan sus tasas reproductivas (capítulo 5) y de crecimiento somático (capítulo 7). La profundidad también influye en la estrategia vital de *P. lividus*, y mientras que las tasas reproductivas son mayores en las zonas someras, el crecimiento de los individuos sigue el patrón contrario y se incrementa con la profundidad.

Además de todo lo anterior, tanto la profundidad como las agregaciones determinan el reclutamiento, de modo que la presencia de reclutas y juveniles se limita prácticamente a las agregaciones de zonas superficiales (capítulo 8), donde el alimento es abundante y la protección que generan los adultos disminuye muy probablemente las tasas de mortalidad de los más pequeños (Tegner & Dayton 1977). En este sentido, hemos encontrado que la densidad de reclutas aumenta potencialmente con la densidad de adultos, lo que demuestra la existencia de un intenso proceso de denso-dependencia inversa en el reclutamiento.

La escasez de erizos inferiores a 40 mm (~ 3 años de edad) en zonas profundas (capítulo 8) hace pensar que los individuos presentes en estas áreas proceden de migraciones realizadas desde áreas más someras, posiblemente motivadas por unas condiciones hidrodinámicas más moderadas en profundidad o por cambios ontogenéticos en cuanto a las especies de algas preferidas para la alimentación, como se ha sugerido para otras especies de equinoideos (Guillou & Michel 1993). Además, la disponibilidad de alimento per cápita podría ser mayor en áreas más profundas, dadas las altas densidades poblacionales que se alcanzan en superficie.

9.2. IMPLICACIONES DE LA DINÁMICA ESPACIAL DEL ERIZO EN LA GESTIÓN DE SUS PESQUERÍAS

9.2.1. Estructura espacial de la pesquería

Las operaciones de pesca se adaptan a la estructura espacial que presentan los equinoideos, y consecuentemente presentan distintas escalas operativas. Así, los pescadores actúan diariamente a una escala muy local, concentrando la fuerza de

pesca en los micro-stocks, donde la densidad del recurso es muy elevada (Fernández-Boán *et al.* 2013).

En ocasiones se denomina banco de pesca al conjunto de micro-stocks lo suficientemente próximos para permitir que una embarcación explote varios de ellos en un mismo día (Fig. 9.1). Los bancos son definidos de forma arbitraria por los propios pescadores, teniendo en cuenta la proximidad entre micro-stocks y las condiciones oceanográficas que permiten el acceso a la zona. Según este criterio, una población local puede contener más de un banco de pesca. Éste puede ser el caso de Lira, donde los pescadores diferencian un banco de erizo al norte de Punta Remedios y otro banco al sur (Fig. 9.2), debido al distinto régimen de vientos que permite explotar el recurso en cada uno de ellos. Sin embargo, el hábitat es similar en ambos bancos y la presencia de agregaciones es continua en toda la zona, por lo que parece razonable proponer que ambos bancos forman parte de la misma población local.

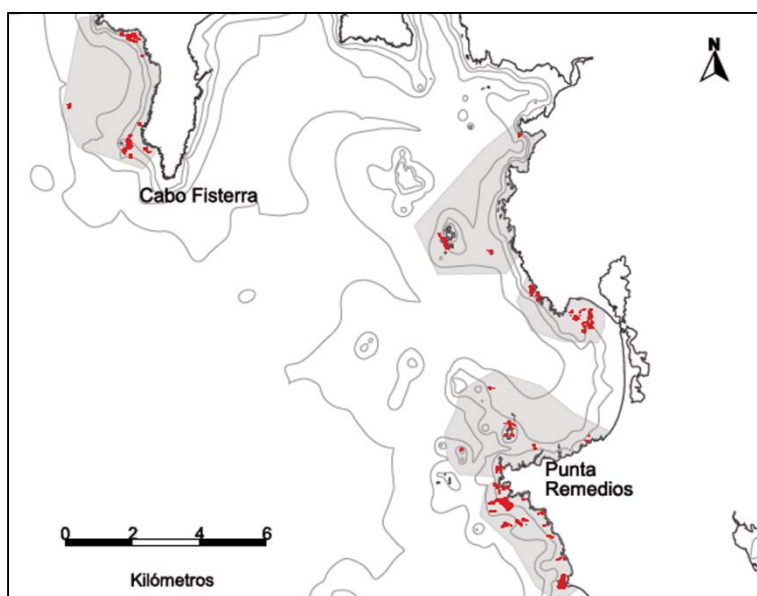


Fig. 9.2. Estructura espacial de la explotación del erizo en Lira. Los puntos rojos representan los micro-stocks identificados por Fernández-Boán *et al.* (2013) y las zonas sombreadas de gris son los bancos de pesca delimitados por los pescadores.

Finalmente, los bancos de pesca que pueden ser explotados por una flota determinada a lo largo de una campaña constituyen un área de pesca, y su extensión depende de la distancia máxima a la que se desplazan las embarcaciones desde el puerto base. No

obstante, en los casos en que existe una territorialización en la gestión de la pesquería, el área efectiva está restringida por las regulaciones.

9.2.2. Escalas de gestión en la pesquería de erizo en Galicia

Al igual que para otros recursos bentónicos, las estrategias de gestión de las pesquerías de equinoideos deben contemplar la compleja estructura espacial de las operaciones de pesca y de las propias poblaciones explotadas (Orensanz & Jamieson 1998, Orensanz *et al.* 2005, Kritzer & Sale 2004). En este sentido, el uso de derechos territoriales es una herramienta de gestión pesquera que ha sido muy empleada a nivel mundial en pesquerías de equinoideos y de otros organismos con estructuras espaciales similares (Prince *et al.* 1998, Defeo & Castilla 2005, Miller & Nolan 2008, San Martín *et al.* 2010). Su éxito se debe a que permite gestionar el recurso a una escala espacial adecuada, ejerciendo una regulación específica de cada territorio.

Además, los derechos territoriales están asociados en muchos casos (incluido Galicia) a una co-gestión comunitaria de los recursos, en la que se otorgan responsabilidades en la gestión a las organizaciones de pescadores involucradas. Este hecho origina en los pescadores una percepción de propiedad sobre el recurso, fomentando de este modo una explotación sostenible (Pomeroy & Williams 1994, Miller & Nolan 2008).

A pesar de estas ventajas, los derechos territoriales para la pesquería de erizo en Galicia deberían ser revisados, ya que desde su implementación en 1997 no se ha conseguido evitar los cierres temporales que han sufrido diversas pesquerías locales como consecuencia de la sobrepesca (Fernández-Boán *et al.* 2012).

En la costa de Galicia se definen actualmente 15 territorios infralitorales y 5 intermareales para la explotación de erizo, estando estos últimos localizados en los extremos norte y sur de Galicia (Fig. 9.3). La administración pesquera (AP), la Consellería do Mar en este caso, se basó en distintos criterios para delimitar los territorios, como la explotación histórica que se hizo de la costa, o la existencia de diferentes regiones ecogeográficas caracterizadas por unas condiciones oceanográficas particulares. Sin embargo, no se ha tenido en cuenta la estructura espacial de las poblaciones de erizo ya que se desconocían sus detalles y probablemente hasta el momento ha pasado desapercibida la importancia de este aspecto en la gestión.

La comparación de las escalas biológicas, operativas y de gestión muestra la existencia de un desacoplamiento que presenta importantes consecuencias para la efectividad de la gestión (Fig. 9.4). Así, los planes de explotación que regulan la extracción de erizo en el intermareal son en la mayoría de los casos independientes de los planes del infralitoral (Fig. 9.3), a pesar de que se trata de la misma población local.

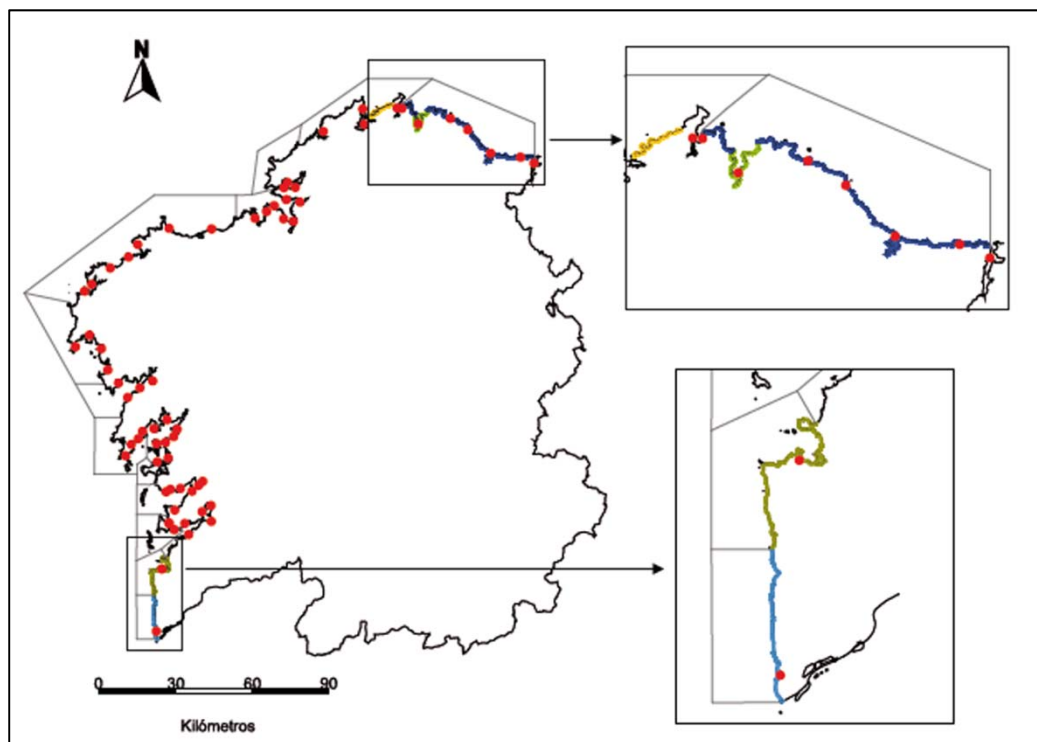


Fig. 9.3. Áreas de pesca de erizo en Galicia en 2012. Las cofradías con permisos de explotación se representan con puntos rojos. Los rectángulos grises representan los territorios definidos para los planes infralitorales, y las franjas de costa en color representan los 5 territorios de pesca en el intermareal. En el norte de Galicia el territorio representado en verde divide al territorio en azul en dos tramos desconectados.

Por otra parte, la Fig. 9.3 muestra con claridad otro ejemplo del desacoplamiento de escalas en las poblaciones intermareales de erizo en el norte de Galicia. En esta zona, el tramo de costa explotado conjuntamente por 4 cofradías (San Cibrao, Burela, Ribadeo y San Cosme de Barreiros) está interrumpido por un tramo de costa explotado (y gestionado independientemente) por la cofradía de Celeiro. En estos casos, en que los diferentes territorios comparten muy probablemente una misma población local, las acciones que sean llevadas a cabo en uno de los territorios pueden no obtener los resultados esperados debido a la explotación realizada por el otro colectivo de pescadores en el territorio adyacente. Por tanto, el primer paso para mejorar la

regulación del erizo debería ser una revisión del ámbito espacial en el que se aplican las regulaciones, de manera que las escalas de gestión se adapten a las biológicas.

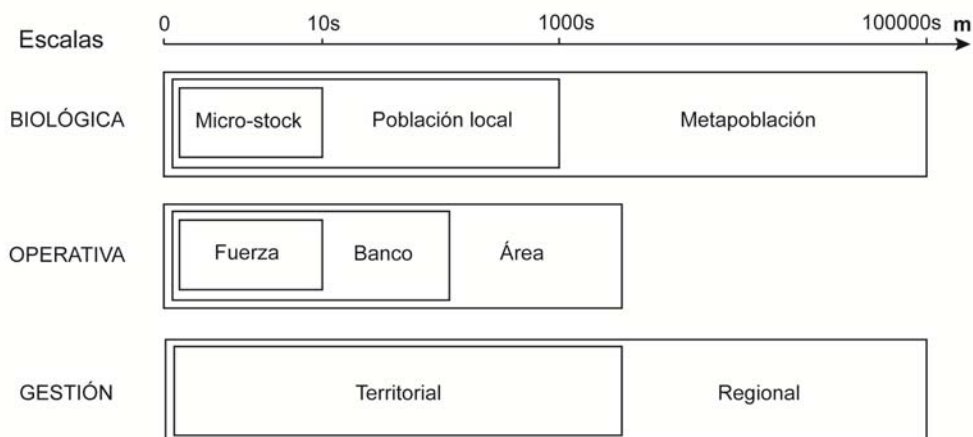


Fig. 9.4. Representación esquemática de las unidades que componen la estructura espacial de las poblaciones de *P. lividus*, de las operaciones de pesca y de la gestión para el caso de Galicia. Se observa el desacoplamiento que existe entre las escalas de las unidades biológicas, operativas y de gestión.

Añadido al desacoplamiento de escalas, otro problema asociado a los derechos territoriales para el erizo en Galicia es que las áreas de pesca son frecuentemente compartidas por varias cofradías de pescadores. De este modo, 8 de los 15 territorios infralitorales de erizo son explotados actualmente por más de una cofradía (con una media de 3.1 cofradías), llegando a explotar una misma área hasta 6 cofradías diferentes. En estos casos, la diversidad de opiniones y de intereses sobre cómo llevar a cabo la gestión de los recursos dentro del territorio compartido ha originado conflictos entre las organizaciones implicadas. Esta situación dificulta la colaboración y la introducción de medidas de regulación efectivas a nivel territorial.

La delimitación de unos territorios de pesca individuales para las cofradías eliminaría este tipo de conflictos, aunque probablemente esta medida vendría acompañada de nuevas problemáticas. De este modo, muchas organizaciones de pescadores pescan actualmente en zonas próximas a otros puertos debido a un agotamiento del recurso en las proximidades a su cofradía. Estas organizaciones estarían en desacuerdo con esta medida al prohibirles pescar en las zonas de mayor abundancia del recurso. Por otro lado, es posible que no coincidan los territorios que abarcan por completo una población local y aquéllos correspondientes al ámbito espacial de una única cofradía.

En estos casos debe prevalecer el criterio biológico en la delimitación de los territorios, siendo necesario generar procesos de coordinación entre cofradías para asegurar la gobernanza efectiva de los territorios compartidos.

Medidas de regulación a nivel regional

Las restricciones de pesca establecidas por la AP a esta escala suponen un control del esfuerzo y de las capturas, e incluyen una cuota diaria de capturas de 100 kg por tripulante a bordo (hasta un máximo de 300 kg·embarcación⁻¹), un periodo de veda de mayo a septiembre, un límite batimétrico máximo de 12 m, un horario de trabajo de 9 a 15 h, un número máximo de días de pesca, y una talla mínima comercial de 55 mm (Fernández-Boán *et al.* 2012).

Atendiendo a los resultados obtenidos en esta tesis, la talla mínima comercial (55 mm) y el periodo de veda de *P. lividus* en nuestra zona de estudio (mayo-septiembre) son dos medidas adecuadas para favorecer la reproducción de la especie. El objetivo de establecer un tamaño mínimo de explotación es permitir que todos los individuos realicen al menos una puesta antes de formar parte de la biomasa explotable. Este objetivo se cumple si consideramos que más del 95% de la población alcanza la madurez sexual a los 40.5 mm. De igual modo, el desove de la especie tiene lugar a finales de primavera, coincidiendo con el fin de la campaña de pesca.

No obstante, las medidas de regulación en pesquerías artesanales son adoptadas en muchos casos atendiendo a criterios políticos y económicos, más que biológicos (Jamieson 1993, Freire & García-Allut 2000), y la pesquería de erizo en Galicia es un ejemplo de ello (Fernández-Boán *et al.* 2012). El acierto de las regulaciones anteriores se debe a factores comerciales, que en este caso son incluso más limitantes que la propia biología de la especie. De este modo, la manipulación de las gónadas de individuos de pequeño tamaño es laborioso, y finalmente menos rentable económicamente, que el manejo de erizos de gran tamaño (Fernández Boán, comentario personal). Siguiendo este criterio, la talla mínima legal es muy superior a la talla de madurez obtenida en este estudio. Asimismo, el aspecto y la textura que adquieren las gónadas durante la puesta causan un paro en la demanda del recurso, y por tanto es la propia biología de la especie la que autoimpone un cese en las capturas durante su reproducción.

La titulación requerida legalmente para recolectar mediante buceo cualquier recurso pesquero en Galicia establece una profundidad máxima de trabajo de 12 m, aunque los recolectores dispongan de títulos de buceo que los habiliten para bucear en cotas batimétricas mayores. Esta medida es difícil de controlar, si no imposible, y los pescadores la incumplen frecuentemente, según comentarios procedentes del propio sector. Limitar la profundidad de pesca es comparable al establecimiento de una reserva, que en este caso protegería al stock reproductivo más profundo. Las propuestas de gestión realizadas por Urgorri *et al.* (1994) van encaminadas en esta dirección, ya que sugieren restringir la pesca de erizo en Galicia hasta los 6 m. A raíz de los resultados de esta tesis, la limitación establecida actualmente por la AP no tiene justificación biológica ya que las zonas con mayores tasas productivas y de reclutamiento son las someras. Entendemos por tanto que la única razón para mantener esta limitación batimétrica sería lograr un aumento de la seguridad en la actividad, siempre que se pudiese controlar de forma efectiva, pero no existen razones biológicas que la justifiquen.

Medidas de regulación a nivel territorial

La AP limitó el esfuerzo de pesca en cada territorio mediante el establecimiento de un sistema de licencias por el cual un número limitado de embarcaciones tiene derecho a la extracción de erizo. Por lo general no existen más regulaciones a nivel territorial adoptadas por iniciativa de la AP, sino que son las organizaciones de pescadores las que deben proponer regulaciones adicionales para su área de pesca, en base a su percepción sobre el estado del recurso y sus propios intereses económicos. Estas propuestas deberán ser aceptadas en última instancia por la AP.

La estrategia propuesta más frecuentemente por las organizaciones de pescadores cuando perciben una disminución del recurso es una reducción de la cuota diaria de capturas o de la duración de la campaña de pesca⁸. Sin embargo, en muy pocas ocasiones se conoce cómo se distribuye el esfuerzo de pesca dentro del territorio (Fernández-Boán *et al.* 2013), haciendo posible la eliminación de varios micro-stocks sin afectar a corto plazo a la rentabilidad del territorio. Son necesarias por tanto estrategias espaciales que aseguren la gestión efectiva de las unidades biológicas menores.

⁸ <http://www.pescadegalicia.com/>

Asimismo, las medidas de gestión a esta escala deberían tener en cuenta los dos tipos de efectos Allee o depensatorios (Allee 1931) que experimentan las poblaciones de equinoideos. En primer lugar, y tal como se ha demostrado en otros organismos de reproducción externa, las tasas de fecundación se reducen a bajas densidades de individuos adultos (Pennington 1985, Levitan & Sewell 1998). Por ejemplo, Levitan (1991) encontró que las tasas de fertilización de *Diadema antillarum* aumentaban de 7 a 40% cuando la densidad de los machos se incrementaba de 1 a 16 ind·m⁻². Estas tasas pueden ser todavía mayores al reducir la velocidad del flujo de agua o al aumentar el tamaño de la agregación de individuos (Levitan *et al.* 1992). En segundo término, las tasas de reclutamiento disminuyen cuando la densidad de adultos es baja, posiblemente como consecuencia de una mayor tasa de mortalidad de los reclutas (Tegner & Dayton 1977, Sloan *et al.* 1987, capítulo 8 de esta tesis). Si las medidas de regulación pesquera no son apropiadas, estos efectos Allee pueden potenciar una sobrepesca de reclutamiento (Jamieson 1993); es decir, que las tasas de extracción sean mayores que la capacidad de renovación de la población.

Existen dos tipos de regulaciones espaciales que podrían ser útiles para gestionar la pesquería de *P. lividus*: las reservas marinas y las rotaciones.

- Sistema de rotaciones

Consiste en delimitar subáreas de pesca y alternar su explotación, de manera que cada subárea presente periodos alternantes de alta y baja densidad poblacional (Botsford *et al.* 1993). El fundamento de esta estrategia es que durante los cierres temporales de pesca los reclutas van a alcanzar el tamaño necesario para entrar a formar parte de la biomasa explotable, recuperándose así la población para el siguiente periodo de pesca.

El éxito de las rotaciones depende de los periodos de rotación, la delimitación de las subáreas y el esfuerzo de pesca (esto es, tamaño de la flota, sistema de cuotas y duración de la campaña de pesca), que deben adecuarse a la estrategia vital de la especie y a su abundancia inicial. En este sentido, Caddy & Seijo (1998) realizaron simulaciones sobre el sistema óptimo rotacional para especies sedentarias con distintas tasas de mortalidad natural y crecimiento. Ellos concluyeron que las rotaciones posiblemente no sean adecuadas en especies con una esperanza de vida menor a 2 años, y que los periodos de cierre deben ser generalmente superiores a 1 año para que cubran el periodo de reclutamiento de la especie.

El sistema de rotaciones que se establezca en la explotación de equinoideos debe de tener en cuenta dos aspectos fundamentales de su dinámica y estrategia vital: la estructura espacial de las poblaciones y los mecanismos depensatorios que intervienen en la reproducción y el reclutamiento.

La densidad poblacional en cada micro-stock debe ser suficientemente alta para asegurar la reproducción y el reclutamiento de la especie al finalizar la campaña de pesca (Botsford *et al.* 1993). Uno de los retos futuros para la gestión pesquera es la estimación de la densidad mínima umbral que debe mantenerse en los micro-stocks de *P. lividus*, y que sería un indicador del límite máximo de explotación que pueden tolerar las agregaciones de erizo. En este sentido, Botsford *et al.* (1993) asumieron que densidades poblacionales superiores a $0.7 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ aseguraban el éxito de la fertilización de *S. franciscanus*, basándose en los experimentos realizados por Levitan *et al.* (1992). Si la escala espacial de rotación es demasiado grande, los pescadores podrían sobre-explotar varios micro-stocks y continuar pescando en otros, sin que se produzca a corto plazo una disminución en la rentabilidad pesquera del subárea (Fig. 9.5). Por este motivo, las rotaciones deben realizarse entre micro-stocks, de manera que se pueda controlar de modo efectivo la densidad mínima que se deja en cada agregación tras un pulso de extracción.

Diversos estudios en equinoideos han realizado simulaciones acerca del rendimiento pesquero que se obtendría con diferentes calendarios de rotación (Botsford *et al.* 1993, Pfister & Bradbury 1996, Lai & Bradbury 1998). Aunque muchos de estos trabajos contemplaron la posibilidad de un reclutamiento denso-dependiente, en ningún caso se analizó la escala a la que se deben realizar las rotaciones, a pesar de la influencia que ejerce este factor en la eficiencia del sistema rotacional. Por ejemplo, en la pesquería del equinoideo *S. franciscanus* en el estado de Washington se establecieron 5 zonas de pesca que eran explotadas durante 6 meses cada 3 años. Cada una de estas zonas tenía un área del orden de varias centenas de km^2 (ver figura 1 de Lai & Bradbury 1998), y posiblemente abarcase diversos micro-stocks e incluso poblaciones locales. Se impuso también una talla mínima y máxima legal, una cuota de capturas y se limitó el número de embarcaciones que participaban en la pesquería. Esta estrategia de gestión estuvo en vigor desde 1977 hasta 1995, cuando las capturas descendieron drásticamente (Lai & Bradbury 1998), quizá como consecuencia de una escala de rotación inadecuada.

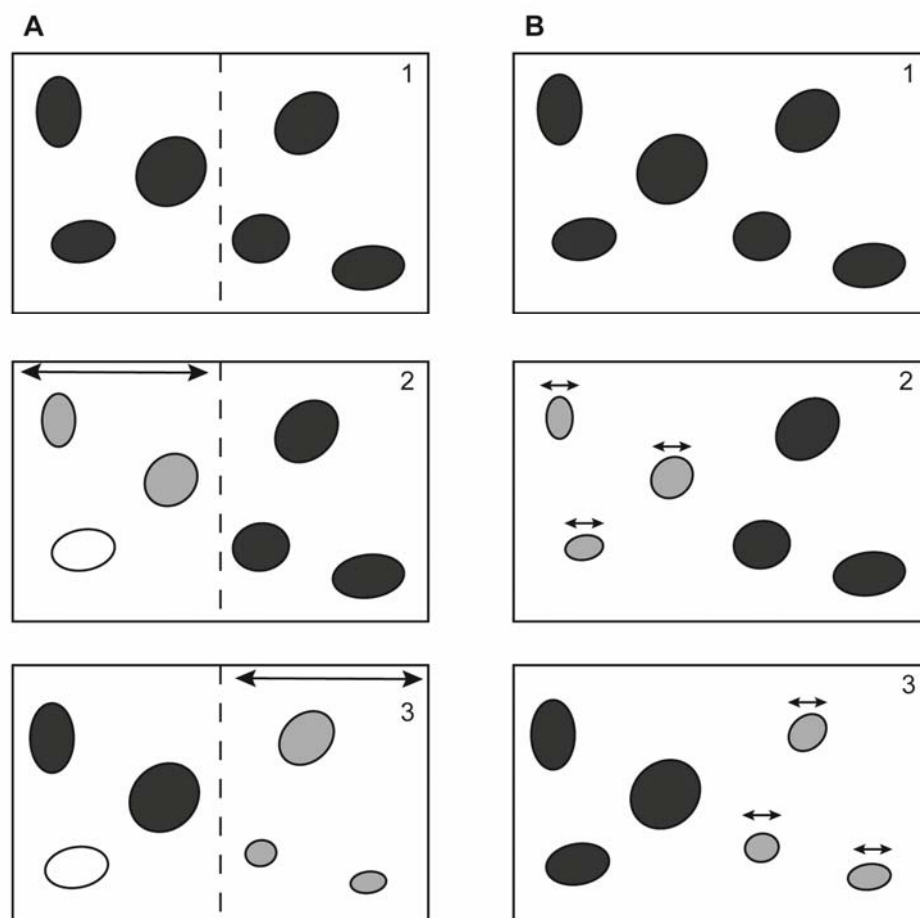


Fig. 9.5. Escenarios para la evolución temporal de una población local de erizo formada por 6 micro-stocks (los círculos) y gestionada con dos sistemas de rotación diferentes. Los recuadros 1A y 1B representan la población en su estado natural (círculos negros), mientras que los recuadros 2 y 3 se corresponden con el estado de la población después de la 1ª y 2ª campaña de pesca, respectivamente. Las flechas indican la unidad espacial que se ha explotado durante la campaña. En A) la escala de rotación es el banco de pesca. En este caso la explotación de los micro-stocks no es homogénea, y mientras que dos de ellos apenas reducen su tamaño (círculos grises), el tercer micro-stock es sobre-explotado (círculo blanco) y no volverá a recuperarse dada la denso-dependencia inversa del reclutamiento. En B) la escala de rotación es el micro-stock. En 2B se explotan los mismos micro-stocks que en 2A, pero esta vez de forma alternativa (ej. dos meses cada micro-stock) y equitativa. En este caso todos los micro-stocks reducen su tamaño, pero se recuperan durante la segunda campaña de pesca (círculos negros del recuadro 3B).

- Reservas marinas

El uso de áreas marinas protegidas como herramienta de gestión pesquera ha cobrado importancia en las últimas décadas (Dugan & Davis 1993, Gell & Roberts 2003, Batista *et al.* 2011, Vandeperre *et al.* 2011). Además de proteger los hábitats y la biodiversidad, las reservas pueden aumentar el rendimiento pesquero y favorecer la sostenibilidad de las poblaciones a largo plazo por dos mecanismos distintos: 1) parte de la biomasa explotable es exportada hacia las zonas adyacentes de la reserva por migraciones o movimientos de los individuos (fenómeno conocido como *spillover*), y 2) las reservas pueden aumentar la densidad de reproductores y por tanto la producción de gametos y larvas, los cuales son transportados por las corrientes hacia las zonas de pesca (Hilborn *et al.* 2004, Goñi *et al.* 2008, Forcada *et al.* 2009, Vandeperre *et al.* 2011). Este mecanismo puede ser especialmente importante en equinoideos y otras especies que presentan denso-dependencia inversa en la reproducción, dadas las altas densidades poblacionales que se alcanzan en las zonas protegidas (Lundquist & Botsford 2011). Paralelamente, la creación de reservas mejora la conservación de la diversidad genética de la población y sirve como elemento de control para estimar el rendimiento potencial de la pesquería (Davis 1989, Shepherd & Brown 1993).

La eficacia de las reservas desde una perspectiva conservacionista ha sido demostrada en diversos estudios, en los que se observó un aumento de la biomasa, de la riqueza específica y de los tamaños corporales en el interior de la reserva (Dugan & Davis 1993, Halpern 2003, Molloy *et al.* 2009). En cambio, son escasos los estudios empíricos que demuestran los beneficios de las reservas en el rendimiento pesquero (Vandeperre *et al.* 2011). En estos casos los resultados han sido variables, y el diseño y la gestión de la reserva parece ser la causa de esta variabilidad (Botsford *et al.* 2003, Vandeperre *et al.* 2011, Fenberg *et al.* 2012).

La creación de reservas es una herramienta de gestión pesquera muy sugerida y empleada en especies con estructura metapoblacional (ej. Quinn *et al.* 1993, Man *et al.* 1995, Botsford *et al.* 1999, Kritzer & Sale 2004), ya que la protección de una sola población local podría aumentar la producción larvaria destinada a toda la metapoblación (Kritzer & Sale 2004). Sin embargo, su efectividad puede variar dependiendo de la población local que se proteja. Para determinar la localización de las reservas es necesario conocer la conectividad larvaria que existe entre las poblaciones locales, ya que tal vez no todas contribuyan al pool larvario de igual

manera (Morgan & Botsford 2001). El ejemplo más claro en el que la efectividad de la reserva depende de su ubicación es el de una metapoblación con una dinámica tipo fuente-sumidero (Pulliman 1988), donde algunas poblaciones locales actúan como exportadoras (fuente) de larvas y otras como importadoras (sumidero). Crowder *et al.* (2000) ilustran mediante simulaciones cómo aumenta el tamaño de la población cuando la reserva se sitúa en una zona fuente debido a su mayor contribución al pool larvario.

Protegiendo las poblaciones locales adecuadas se consigue aumentar el éxito de la fertilización, del que se beneficia toda la metapoblación, y la supervivencia de reclutas dentro de la reserva. Sin embargo, este último efecto no tiene consecuencias en las zonas de pesca, ya que no existe migración de adultos entre poblaciones adyacentes. En cambio, si se protege una porción de las diferentes poblaciones se consigue aumentar la supervivencia de los reclutas en todas las reservas, y consecuentemente la biomasa explotable en cada población local. Además, es la estrategia más prudente en casos como el de *P. lividus*, donde no se conoce el patrón de dispersión larvaria. En este sentido, Quinn *et al.* (1993) demostraron mediante modelos de simulación que la creación de una red de reservas permitiría mantener unos niveles de explotación sostenibles y prevenir el colapso de las poblaciones del erizo *S. franciscanus*. Ellos sugirieron el establecimiento de múltiples reservas de pequeño tamaño, separadas una distancia menor al rango de dispersión larvaria.

Los resultados de Rogers-Bennett *et al.* (1995) fueron similares a los nuestros en cuanto a la distribución batimétrica y denso-dependencia de los reclutas en una población de *S. franciscanus*, y en este caso se propuso la creación de reservas superficiales (~5 m).

A nuestro juicio, el establecimiento de múltiples reservas de erizo en los hábitats más someros (intermareal y primeros 5 m del infralitoral) sería una medida adecuada en Galicia para favorecer la producción larvaria y la supervivencia de reclutas de esta especie. El patrón migratorio que parecen presentar los erizos hacia zonas profundas aseguraría el desplazamiento de biomasa hacia las zonas explotables.

Dentro de cada población local cabría la posibilidad de prohibir la pesca a profundidades menores de 5 m, protegiendo todos los micro-stocks someros o proteger sólo una porción de este hábitat. Para responder a esto es necesario conocer el porcentaje del hábitat que debe protegerse para mantener la población, que dependerá

de la estrategia vital de la especie (tasas reproductivas, de crecimiento, patrón y distancia de dispersión larvaria, etc.) y de las tasas de extracción. De este modo, el tamaño de la reserva debe ser lo más pequeño posible para optimizar el desplazamiento de biomasa hacia áreas explotables (maximizando el ratio perímetro/área), las cuales deben ser extensas en relación al tamaño de la reserva; pero a su vez debe tener la capacidad suficiente para mantener la población (Davis 1989). A modo de orientación, Morgan & Botsford (2001) sugieren para el erizo *S. franciscanus* un sistema de reservas que debería ocupar aproximadamente el 25% del tamaño de la metapoblación. Este porcentaje fue estimado mediante modelos de simulación, asumiendo incertidumbre en las tasas de mortalidad por pesca y en los patrones espaciales de dispersión larvaria.



Conclusiones

Las principales conclusiones que se extraen de esta tesis son las siguientes:

Reproducción

- Existen diferencias a gran escala espacial en el tamaño gonadal de *P. lividus*. A grandes rasgos, las poblaciones de erizo en el Atlántico mostraron un aumento latitudinal (desde 33° hasta 53° N) en el tamaño de sus gónadas, y su índice gonadal fue en cualquier caso superior al de las poblaciones mediterráneas situadas en hábitats similares. Puesto que el interés comercial de los erizos son sus gónadas, podemos concluir que las zonas atlánticas más norteñas son más rentables para explotar que las del sur y del Mediterráneo.
- El hábitat es un factor muy relevante en el tamaño gonadal de *P. lividus*, y los erizos del intermareal poseen de media índices gonadales inferiores a los del infralitoral. Por otro lado, dentro del submareal, las praderas de fanerógamas del Mediterráneo son un hábitat más propicio para el desarrollo gonadal que los sustratos rocosos situados en este mar.
- El ciclo anual del índice gonadal en el Atlántico presenta un patrón bien definido, con un claro descenso durante la puesta de primavera o verano. En cambio, es complicado identificar las principales fases de desarrollo gonadal en el Mediterráneo mediante el índice gonadal. Como conclusión, este índice no es un buen indicador del ciclo reproductivo del erizo en muchas poblaciones mediterráneas, pero sí en las atlánticas.
- El índice gonadal estandarizado (IGE) definido en el capítulo 4 es apropiado para comparar muestras compuestas por individuos de distinto tamaño, y recolectadas

en diferentes localidades o épocas del año, puesto que corrige el crecimiento alométrico de la gónada.

- Dada la gran amplitud del ciclo reproductivo de *P. lividus* en las zonas someras, concluimos que los erizos localizados en estos hábitats invierten más energía en reproducción que los individuos más profundos. Como consecuencia, el periodo de acumulación de nutrientes es mayor en la zona somera, y esto produce el retraso que hemos observado en la puesta en estas áreas.
- Las grandes densidades poblacionales de erizo en los agregados no generan competencia intraespecífica, sino que favorecen el *fitness* de la especie, aumentando el tamaño gonadal de los individuos y la talla de primera de madurez sexual. Este hecho se relaciona con la protección que los agregados ofrecen a sus integrantes.

Crecimiento

- Los anillos de crecimiento presentes en las placas genitales de *P. lividus* se forman anualmente, al menos en el rango de tallas estudiado (23-54 mm), que incluye tanto individuos juveniles como adultos. Se concluye por tanto que la lectura de anillos es un método válido para determinar la edad de esta especie.
- El crecimiento de *P. lividus* es indefinido, y se caracteriza por presentar una fase inicial exponencial, seguida de un periodo ilimitado de crecimiento lento.
- El oleaje afecta a las tasas de crecimiento de *P. lividus*, siendo éstas mayores en las zonas profundas y en las agregaciones, donde la acción de las olas es menor.

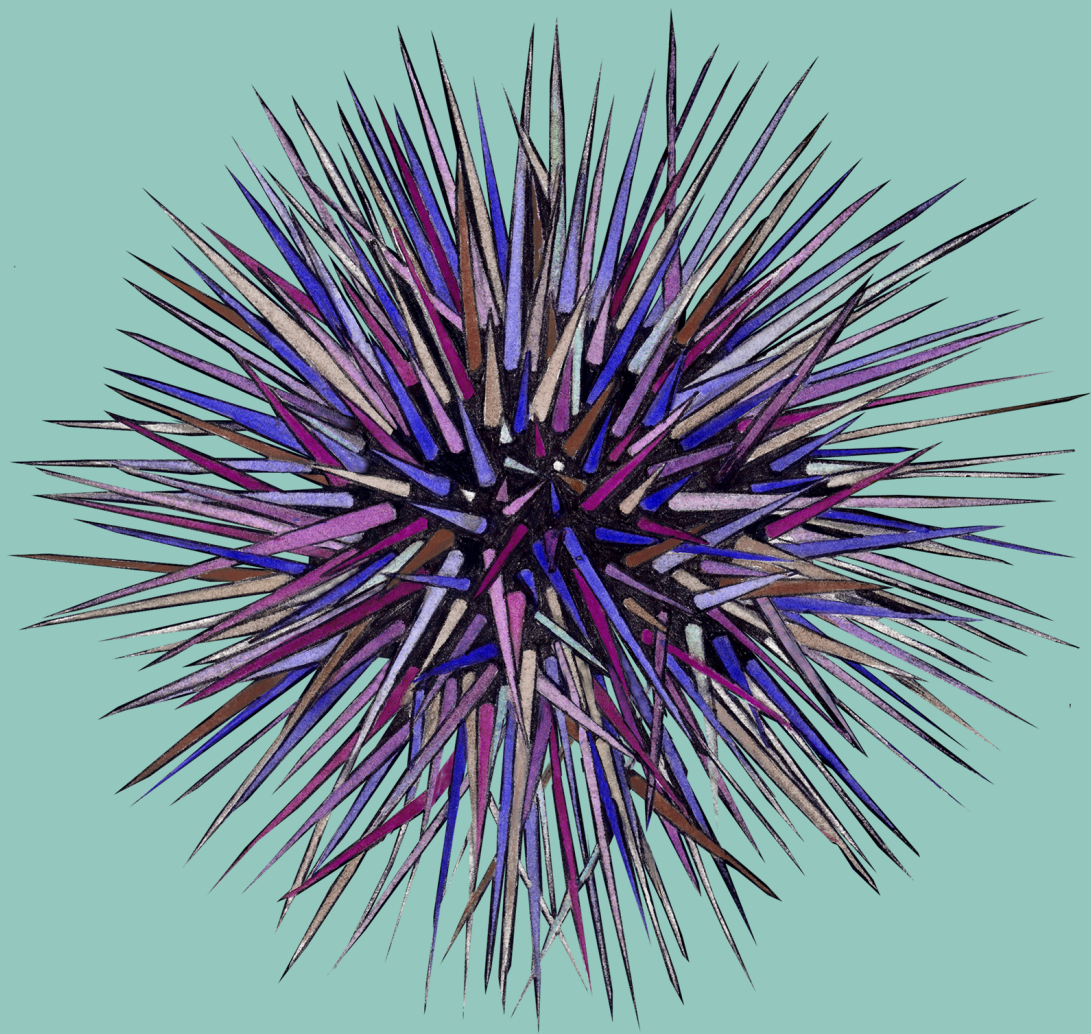
Reclutamiento y estructura espacial de la población

- El reclutamiento de *P. lividus* presenta una gran denso-dependencia inversa, ya que la gran mayoría de los reclutas observados en este estudio se concentraban en las agregaciones de erizo, y su densidad aumentaba potencialmente con la densidad de adultos. La explicación más simple a este patrón es que la protección que generan los adultos bajos sus espinas aumenta la tasa de supervivencia de los más pequeños.

- La profundidad es un factor clave en el reclutamiento del erizo, ya que más de 90% de los reclutas observados se concentraban en la zona somera.
- La variabilidad batimétrica observada en la distribución de tallas sugiere que *P. lividus* inicia una migración desde zonas someras hacia zonas más profundas cuando alcanza un diámetro de 40 mm (~ 3 años de edad).

Gestión de la pesquería

- Teniendo en cuenta la talla de madurez sexual del erizo *P. lividus* y su época reproductora, podemos deducir que la talla mínima comercial del erizo en Galicia (55 mm de diámetro) y el periodo de veda son dos medidas adecuadas para favorecer la reproducción del erizo.
- El sistema de gestión de la pesquería de erizo en Galicia no contempla la estructura metapoblacional de este recurso, permitiendo así el desacoplamiento que existe actualmente entre las escalas de gestión y las biológicas. Este desajuste afecta a la efectividad de las medidas de regulación, y por tanto las escalas de gestión deberían ser revisadas.
- La denso-dependencia inversa que experimenta el reclutamiento y la reproducción de *P. lividus* aumenta el riesgo de sobre-explotación de este recurso. La implementación de una red de reservas marinas para el erizo en las zonas de reclutamiento y el establecimiento de sistemas rotacionales que aseguren una explotación parcial de las agregaciones podrían optimizar la explotación del erizo.



Bibliografia

- Adams DC, Gurevitch J, Rosenberg MS (1997) Resampling tests for meta-analysis of ecological data. *Ecol* 78 (5): 1277-1283
- Agatsuma Y, Yamada H, Taniguchi K(2006) Distribution of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* along a shallow bathymetric gradient in Onagawa Bay in northern Honshu, Japan. *J Shellfish Res* 25(3): 1027-1036
- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control* 19 (6): 716-723
- Allain JY (1972) La pêche aux oursins dans le monde. *La pêche maritime* 1133: 625-630
- Allain JY (1975) Structure des populations de *Paracentrotus lividus* (Lamarck), (Echinodermata, Echinoidea) soumises à la pêche sur les côtes nord de Bretagne. *Rev. Trav. Inst. Pêch Marit* 39(2):171-212
- Allain JY (1978) Âge et croissance de *Paracentrotus lividus* et de *Psammechinus miliaris* des côtes nord de Bretagne. *Cah Biol Mar* 19: 11-21
- Allee W (1931) *Animal aggregations: a study in general sociology*. University of Chicago Press, Chicago
- Alvarado J (2008) Seasonal occurrence and aggregation behavior of the sea urchin *Astropyga pulvinata* (Echinodermata: Echinoidea) in Bahía Culebra, Costa Rica. *Pac Sci* 62 (4): 579-592
- Andrew NL, Agatsuma Y, Ballesteros E, Bazhin AG, Creaser EP, Barnes DKA, Botsford LW, Bradbury A, Campbell A, Dixon JD, Einarsson S, Gerring PK, Hebert K, Hunter M, Hur SB, Johnson CR, Juinio-Menez MA, Kalvass P, Miller RJ,

- Moreno CA, Palleiro JS, Rivas D, Robinson SML, Schroeter SC, Steneck RS, Vadas RL, Woodby DA, Xiaoqi Z (2002) Status and management of world sea urchin fisheries. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 40: 343-425
- Arafa S, Chouaibi M, Sadok S, El Abed A (2012) The Influence of season on the gonad index and biochemical composition of the sea urchin *Paracentrotus lividus* from the Gulf of Tunis. *Sci World J*, ID 815935, 8 pp
- Arafa S, Sadok S, El Abed A (2006) Variation in nitrogenous compounds and gonad index in fed and starved sea urchins (*Paracentrotus lividus*) during live storage. *Aquaculture* 257: 525-533
- Azzolina JF (1988) Contribution à l'étude de la dynamique des populations de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* (Lmck). Croissance, recrutement, mortalité, migrations. Tesis doctoral, Université d'Aix-Marseille II, France
- Azzolina JF, Willsie A (1987) Abondance des juveniles de *Paracentrotus lividus* au sein de l'herbier a *Posidonia oceanica*. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonia, Marseille, pp 159-167
- Balch T, Scheibling RE (2000) Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. *Mar Ecol Prog Ser* 205: 139-154
- Ballesteros E, García-Rubies A (1987) La pêche aux oursins en Espagne et plus particulièrement en Catalogne. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie, Marseille, France, pp 325-328
- Barahona N, Orensanz JM, Parma A, Jerez G, Romero C, Miranda H, Zuleta A, Catasti V, Galvez P (2003) Bases biológicas para rotación de áreas en el recurso erizo Informe FIP 2000-18, Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), Valparaiso (Chile), pp 197
- Barbaglio A, Sugni M, Di Benedetto C, Bonasoro F, Schnell S, Lavado R, Porte C, Candia Carnevali DM (2007) Gametogenesis correlated with steroid levels during the gonadal cycle of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea). *Comp Biochem Physiol, Part A*: 466-474

- Barnes DKA, Crook AC (2001a) Implications of temporal and spatial variability in *Paracentrotus lividus* populations to the associated commercial coastal fishery. *Hydrobiol* 465: 95-102
- Barnes DKA, Crook AC (2001b) Quantifying behavioural determinants of the coastal European sea-urchin *Paracentrotus lividus*. *Mar Biol* 138: 1205-1212
- Barnes DKA, Steele S, Maguire D, Turner J (1999) Population dynamics of the urchin *Paracentrotus lividus* at Lough Hyne. In: Carnevali C, Bonasoro F (Eds.) *Echinoderm research 1998*. AA Balkema, Rotterdam, pp 427-431
- Barnes DKA, Verling E, Crook A, Davidson I, O'Mahoney M (2002) Local population disappearance follows (20 yr after) cycle collapse in a pivotal ecological species. *Mar Ecol Prog Ser* 226: 311-313
- Batista M, Baeta F, Costa M, Cabral H (2011) MPA as management tools for small-scale fisheries: The case study of Arrábida Marine Protected Area (Portugal). *Ocean Coast Manage* 54: 137-147
- Bayed A, Quiniou F, Benrha A, Guillou M (2005) The *Paracentrotus lividus* populations from the northern Moroccan Atlantic coast: growth, reproduction and health condition. *J Mar Biol Assoc UK* 85: 999-1007
- Beamish RJ, Chilton DE (1982) Preliminary evaluation of a method to determine the age of sablefish (*Anaplopoma fimbria*). *Can J Fish Aquat Sci* 39: 277-287
- Beamish RJ, MacFarlane G (1983) The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans Am Fish Soc* 112: 735-743
- Benedetti-Cecchi L, Bulleri F, Cinelli F (1998) Density dependent foraging of sea urchins in shallow subtidal reefs on the west coast of Italy (Western Mediterranean). *Mar Ecol Prog Ser* 163: 203-211
- Berec L, Angulo E, Courchamp F (2007) Multiple Allee effects and population management. *Trends Ecol Evol* 22(4): 185-191
- Bertelsen R, Cox C (2001) Sanctuary roles in population and reproductive dynamics of Caribbean spiny lobster. In: Kruse G, Bez N, Booth A, Dorn MW, Hills S, Lipcius RN, Pelletier D, Roy C, Smith SJ, Witherell D (Eds.) *Spatial processes*

- and management of marine populations. University of Alaska Sea Grant, pp 591-605
- Besteiro C & Urgorri V (1988) Inventario dos equinodermos de Galicia (Echinodermata). I. Seminario de estudos galegos, Cadernos da área de Ciencias Biolóxicas, O Castro ed.
- Blicher ME, Rysgaard S, Sejr MK (2007) Growth and production of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in a high-Arctic fjord, and growth along a climatic gradient (64 to 77°N). *Mar Ecol Prog Ser* 341: 89-102
- Bonaviri C, Gianguzza P, Pipitone C, Hereu B (2012) Micropredation on sea urchins as a potential stabilizing process for rocky reefs. *J Sea Res* 73: 18-23
- Bonardelli JC, Himmelman JH (1995) Examination of assumptions critical to body component indices: application to the giant scallop *Placopecten magellanicus*. *Can J Fish Aquat Sci* 52: 2457–2469
- Booth AJ (2000) Incorporating the spatial component of fisheries data into stock assessment models. *ICES J Mar Sci* 57: 858-865
- Botsford LW, Campbell A, Miller RJ (2004) Biological reference points in the management of North American sea urchin fisheries. *Can J Fish Aquat Sci* 61: 1325-1337
- Botsford LW (2001) Physical influences on recruitment to California current invertebrate populations on multiple scales. *ICES J Mar Sci* 58: 1081-1091
- Botsford LW, Micheli F, Hastings A (2003) Principles for the design of marine reserves. *Ecol Appl* 13: s25-s31
- Botsford LW, Morgan LE, Wilen JE, Lockwood DR (1999) Marine reserves and management of the Northern California red sea urchin fishery. *CalCOFI Rep* 40: 87-93
- Botsford LW, Quinn JF, Wing SR, Brittnacher J (1993) Rotating Spatial Harvest of a Benthic Invertebrate, the Red Sea Urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. Proceedings of the International Symposium on Management Strategies for Exploited Fish Populations, Alaska Sea Grant College Program, pp 409-428

- Boudouresque CF, Verlaque M (2007) Ecology of *Paracentrotus lividus*. In: Lawrence JM (Ed.) Edible sea urchins: biology and ecology, 2nd edition, Elsevier. Dev Aquac Fish Sci 37: 243-285
- Brady SM, Scheibling RE (2006) Changes in growth and reproduction of green sea urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, during repopulation of the shallow subtidal zone after mass mortality. J Exp Mar Biol Ecol 335: 277-291
- Brante A, Fernández M, Eckerle L, Mark F, Pörtner HO, Arntz W (2003) Reproductive investment in the crab, *Cancer setosus*, along a latitudinal cline: egg production, egg losses and egg ventilation. Mar Ecol Prog Ser 251: 221-232
- Brante A, Cifuentes S, Pörtner HO, Arntz W, Fernández M (2004) Latitudinal comparisons of reproductive traits in five Brachyuran species along the Chilean coast. Rev Chil Hist Nat 77: 15-27
- Breen PA, Carolsfeld W, Yamanaka, L (1985) Social behaviour of juvenile red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz). J Exp Mar Biol Ecol 92: 45-61
- Brey T (1991) Population dynamics of *Sterechinus antarcticus* (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope, Antarctica. Antarct Sci 3(3): 251-256
- Brey T, Pearse J, Basch L, McClintock J, Slattery M (1995) Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica. Mar Biol 124: 279-292
- Bulleri F, Benedetti-Cecchi C, Cinelli F (1999) Grazing by the sea urchins *Arbacia lixula* L. and *Paracentrotus lividus* Lam. in the Northwest Mediterranean. J Exp Mar Biol Ecol 241: 81-95
- Bulleri F, Bertocci I, Micheli F (2002) Interplay of encrusting coralline algae and sea urchins in maintaining alternative habitats. Mar Ecol Prog Ser 243: 101-109
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach. 2d ed. Springer-Verlag, New York. 514 pp

- Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociol Methods Res* 33: 261-304
- Byrne M (1990) Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland. *Mar Biol* 104: 275-289
- Caddy JF, Seijo JC (1998) Application of a spatial model to explore rotating harvest strategies for sedentary species. In: Jamieson GS, Campbell A (Eds.) *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate stock assessment and management*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 125: 359-365
- Cailliet G, Andrews A (2008) Age-validated longevity of fishes: its importance for sustainable fisheries. In: Tsukamoto K, Kawamura T, Takeuchi T, Beard TD, Kaiser Jr, Kaiser MJ (Eds.), *Fisheries for global welfare and environment*, 5th World Fisheries Congress, pp. 103-120
- Calderón I, Pita L, Brusciotti S, Palacín C, Turon X (2012) Time and space: genetic structure of the cohorts of the common sea urchin *Paracentrotus lividus* in Western Mediterranean. *Mar Biol* 159 (1): 187-197
- Cambiè G, Ouréns R, F. Vidal D, Carabel S, Freire J (2012) Economic performance of coastal fisheries in Galicia (NW Spain): case study of the Cíes Islands. *Aquat Living Resour* 25: 195–204
- Cameron RA, Schroeter SC (1980) Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. *Mar Ecol Prog Ser* 2: 243-247
- Campana SE (2001) Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J Fish Biol* 59: 197-242
- Campana SE, Annand MC, McMillan JI (1995) Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans Am Fish Soc* 124: 131-138
- Carballo R, Iglesias G, Castro A (2009) Residual circulation in the Ría de Muros (NW Spain): A 3D numerical model study. *J Mar Syst* 75: 116-130

- Caroselli E, Zaccanti F, Mattioli G, Falini G, Levy O, Duvinsky Z, Goffredo S (2012) Growth and demography of the solitary scleractinian coral *Leptopsammia pruvoti* along a sea surface temperature gradient in the Mediterranean Sea. PLoS ONE 7(6): e37848
- Casal G, Kutser T, Domínguez-Gómez JA, Sánchez-Carnero N, Freire J (2011) Mapping benthic macroalgal communities in the coastal zone using CHRIS-Proba mode 2 images. Estuar Coast Shelf Sci 94 (3): 281-290
- Casal G, Sánchez-Carnero N, Freire J (2010) Generación de una línea de costa digital de Galicia (NW España) a gran escala, utilizando fotointerpretación y segmentación dinámica. Bol Asoc Geogr Esp 53: 7-19
- Catoira JL (1988) Prospección, análisis y cartografía de macroalgas y erizo de mar en el litoral de Galicia. Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura, Xunta de Galicia
- Catoira JL (1989) Prospección, análisis y cartografía de macroalgas y erizo de mar en el litoral de Galicia. Segunda fase. Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura. Xunta de Galicia
- Catoira JL (1991) Prospección, análisis y cartografía de macroalgas y erizo de mar en el litoral de Galicia - Estaca de Bares-Laxe. Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura, Xunta de Galicia
- Catoira JL (1993) Prospección, análisis y cartografía de macroalgas y erizo de mar en el litoral de Galicia. Louro- A Guarda. Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura. Xunta de Galicia
- Catoira JL (1995) Spatial and temporal evolution of the gonad index of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in Galicia, Spain. In: Emson R, Smith A, Campbell A (Eds.), Echinoderm research 1995. A.A. Balkema, Rotterdam, 295-298
- Catoira JL (1999) Outros recursos e outras economías: ourizos. In: Fernández J, Rey M, Cerviño A. (Eds.), Cultivando o mar. A acuicultura do milenio, Santiago de Compostela, pp. 47-60

- Catoira JL, Míguez LJ (1988) Ourizo de mar: un marisco en alza. Servicio de Extensión Pesqueira, Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura, Xunta de Galicia
- Cellario C, Fenaux L (1990) *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in culture (Larval and benthic phases): parameters of growth observed during two years following metamorphosis. *Aquaculture* 84: 173-188
- Chelazzi G, Serra G, Bucciarelli G (1997) Zonal recovery after experimental displacement in two sea urchins co-occurring in the Mediterranean. *J Exp Mar Biol Ecol* 212: 1-7
- Cherbonnier G (1951) Inventaire de la faune marine de Roscoff. Les Echinodermes. *Trav Sci Stat Biol Roscoff*, suppl 4: 1-15
- Chiu ST (1990) Age and growth of *Anthocardis crassispina* (Echinodermata: echinoidea) in Hong Kong. *Bull Mar Sci* 47: 94-103
- Chtini B, Sellal Y (1994) Données préliminaires pour une exploitation de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* (Lmk.) en baie d'Alger. Mémoire Inénieur, Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, Algeria
- Coleman M, Vytopil E, Goodsell PJ, Gillanders BM, Connell SD (2007) Diversity and depth-related patterns of mobile invertebrates associated with kelp forests. *Mar Freshw Res* 58: 589-595
- Corgos A (2004) Estrategia vital, estructura espacial y dinámica poblacional de la centolla, *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) Tesis doctoral, Universidad de A Coruña, España
- Corgos A, Freire J (2006) Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. *ICES J Mar Sci* 63: 851-859
- Costelloe J (1988) Reproductive cycle, development and recruitment of two geographically separated populations of the dendrochirote holothurian *Aslia lefevrei*. *Mar Biol* 99: 535-545
- Crapp GB, Willis ME (1975) Age determination in the sea urchin *Paracentrotus lividus* with notes on the reproductive cycle. *J Exp Mar Biol Ecol* 20: 157-178

- Cressie NAC (1991) Statistics for spatial data. John Wiley & Sons, New York, 920 pp
- Crowder LB, Lyman SJ, Figueira WF, Priddy J (2000) Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bull Mar Sci* 66: 799-820
- Dafni J (1992) Growth rate of the sea urchin *Tripneustes gratilla elatensis*. *ISR J Zool* 38: 25-33
- Davis G (1989) Designated harvest refugia: the next stage of marine fishery management in California. *CalCOFI rep* 30: 53-58
- Defeo O, Castilla JC (2005) More than one bag for the world fishery crisis and keys for co-management successes in selected artisanal Latin American shellfisheries. *Rev Fish Biol Fisher* 15: 265-283
- Dellabianca NA, Hohn AA, Goodall RNP (2012) Age estimation and growth layer patterns in teeth of Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus c. commersonii*) in subantarctic waters. *Mar Mamm Sci* 28 (2): 378-388
- Dermeche S, Chahrour F, Boutiba Z (2009) Contribution à l'étude des variations des Indices physiologiques (indice de réplétion-indice gonadique et sex-ratio) chez la population d'oursins comestibles *Paracentrotus lividus* (Lamarck 1816) du littoral occidental Algérien. *Eur J Sci Res*, 30(1):153-163
- DeVlaming V, Grossman G, Chapman F (1982) On the use of the gonosomatic index. *Comp Biochem Physiol* 37A (1):31-39
- Dix TG (1970) Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities. 3. Reproduction. *N Z J Mar Freshw Res* 4: 385-405
- Dugan J, Davis G (1993) Applications of marine refugia to coastal fisheries management. *Can J Fish Aquat Sci* 50: 2029-2042
- Dumont CP, Himmelman JH, Russell MP (2006) Daily movement of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in different subtidal habitats in eastern Canada. *Mar Ecol Prog Ser* 317: 87-99
- Dunn PK, Smyth GK (1996) Randomised quantile residuals. *J Comput Graph Statist*, 5: 236-244

- Ebert TA (1968) Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. *Ecol* 49: 1075-1091
- Ebert TA (1977) An experimental analysis of sea urchin dynamics and community interactions on a rock jetty. *J Exp Mar Biol Ecol* 27:1-22
- Ebert TA (1980) Estimating parameters in a flexible growth equation, the Richards function. *Can J Fish Aquat Sci* 37 (4): 687-692
- Ebert TA (1982) Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. *Ecol Monogr* 52: 353-394
- Ebert TA (1983) Recruitment in echinoderms. In: Jangoux M, Lawrence JM (Eds.) *Echinoderm studies 1*. A.A. Balkema, Rotterdam, pp 169-203
- Ebert TA (1988) Calibration of natural growth lines in ossicles of two sea urchins, *Strongylocentrotus purpuratus* and *Echinometra mathaei*, using tetracycline. In: Burke RD, Mladenov P, Lambert P, Parsley RD (Eds.) *Echinoderms: Proceedings of the Sixth International Echinoderm Conference*, AA Balkema, Rotterdam, pp 435-444
- Ebert TA (1998) An analysis of the importance of Allee effects in management of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. In: Mooi R, Telford M (Eds.) *Echinoderms: San Francisco*, AA Balkema, Rotterdam, pp 619-627
- Ebert TA (2007) Growth and survival of postsettlement sea urchins. In: Lawrence JM (Ed.), *Edible sea urchins: biology and ecology*, 2nd edition, Elsevier. *Dev Aquac Fish Sci* 37: 95-134
- Ebert TA (2010) Demographic patterns of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* along a latitudinal gradient, 1985–1987. *Mar Ecol Prog Ser* 406: 105-120
- Ebert TA, Dexter DM (1975) A natural history study of *Encope grandis* and *Mellita grantii*, two sand dollars in the Northern Gulf of California, Mexico. *Mar Biol* 32: 397- 407

- Ebert TA, Dixon JD, Schroeter SC, Kalvass PE, Richmond NT, Bradbury WA, Woodby DA (1999) Growth and mortality of red sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* across a latitudinal gradient. Mar Ecol Prog Ser 190: 189-209
- Ebert T, Hernandez J, Russell M (2011) Problems of the gonad index and what can be done: analysis of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Mar Biol 158 (1): 47-58
- Ebert TA, Hernández JC, Russell MP (2012) Ocean conditions and bottom-up modifications of gonad development in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* over space and time. Mar Ecol Prog Ser 467: 147-166
- Ebert TA, Russell MP (1988) Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: a correlation with headlands. Limnol Oceanogr 33: 286-294
- Ebert TA, Russell MP (1992) Growth and mortality estimates for red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* from San Nicolas Island, California. Mar Ecol Prog Ser 81: 31-41 407
- Ebert TA, Russell MP (1993) Growth and mortality of subtidal red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) at San Nicolas Island, California, USA: problems with models. Mar Biol 117: 79-89
- Ebert TA, Russell MP (1994) Allometry and model II Non-linear regression. J Theor Biol 168: 367-372
- Ebert TA, Russell MP, Gamba G, Bodnar A (2008) Growth, survival, and longevity estimates for the rock-boring sea urchin *Echinometra lucunter lucunter* (Echinodermata, Echinoidea) in Bermuda. Bull Mar Sci 82 (3): 381-403
- Ebert TA, Southon JR (2003) Red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) can live over 100 years: confirmation with A-bomb ¹⁴carbon. Fish Bull 101: 915-922
- Einarsson S (1994) The distribution and density of green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) in Icelandic waters. In: Council meeting of the International Council for the exploration of the Sea ICES 38, Copenhagen (Denmark)

- Erickson DL, Hightower JE, Grossman GD (1985) The relative gonadal index: an alternative index for quantification of reproductive condition. *Comp Biochem Physiol* 81A (1): 117-120
- Essington T, Kitchell J, Walters C (2001) The von Bertalanffy growth function, bioenergetics, and the consumption rates of fish. *Can J Fish Aquat Sci* 58: 2129-2138
- Evans G, Prego R (2003) Rias, estuaries and incised valleys: is a ria an estuary? *Mar Geol* 196: 171-175
- Fariña AC, Freire J, González-Gurriarán E (1999) Fecundity of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* in Galicia (NW Spain) and a review of geographical patterns. *Ophelia* 50: 177-189
- Fenau L (1968) Maturation des gonades et cycle saisonnier des larves chez *A. lixula*, *P. lividus* et *P. microtuberculatus* à Villefranche-Sur-Mer. *Vie Milieu, Serie A*, 19 (1): 1-52
- Fenau L, Etienne M, Quelart G (1987) Suivi écologique d'un peuplement de *Paracentrotus lividus* dans la baie de Villerfranche sur mer. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie, Marseille, France, pp 187-197
- Fenberg P, Caselle J, Claudet J, Clemence M, Gaines S, García-Charton J, Gonçalves E, Grorud-Colvert K, Guidetti P, Jenkins S, Jones P, Lester S, McAllen R, Moland E, Planes S, Sørensen T (2012) The science of European marine reserves: Status, efficacy, and future needs. *Mar Policy* 36: 1012-1021
- Fernandez C, Boudouresque CF (1997) Phenotypic plasticity of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in a lagoonal environment. *Mar Ecol Prog Ser* 152: 145-154
- Fernandez C, Boudouresque CF (2000) Nutrition of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) fed different artificial food. *Mar Ecol Prog Ser* 204: 131-141

- Fernandez C, Caltagirone A, Johnson M (2001) Demographic structure suggests migration of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a coastal lagoon. J Mar Biol Ass UK 81: 361-362
- Fernandez C, Pergent G (1998) Effect of different formulated diets and rearing conditions on growth parameters in the sea urchin *Paracentrotus lividus*. J Shellfish Res 17 (5): 1571-1581
- Fernández-Boán M, Fernández L, Freire J (2012) History and management strategies of the sea urchin *Paracentrotus lividus* fishery in Galicia (NW Spain). Ocean Coast Manage 69: 265-272
- Fernández-Boán M, Freire J, Parma AM, Fernández L, Orensanz JM (2013) Monitoring the fishing process in the sea urchin diving fishery of Galicia. doi: 10.1093/icesjms/fss207
- Fiori SM, Morsán EM (2004) Age and individual growth of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia) in the southernmost range of its distribution. ICES J Mar Sci 61: 1253-1259
- Flores L (2009) Variación espacial en el crecimiento del erizo (*Loxechinus albus*) en la zona sur de Chile. Magíster en Ciencias, Universidad de Concepción, Chile
- Flores L, Ernst B, Parma AM (2010) Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. Mar Biol 157: 967-977
- Forcada A, Valle C, Bonhomme P, Criquet G, Cadiou G, Lenfant P, Sánchez-Lizaso J (2009) Effects of habitat on spillover from marine protected areas to artisanal fisheries. Mar Ecol Prog Ser 379: 197-211
- Fraga F (1981) Upwelling off the Galician coast, Northwest Spain. In: Richards F (Ed.) Coastal upwelling. Coastal and Estuarine Sciences, AGU, Washington, pp 176-182
- Freeman SM (2003) Size-dependent distribution, abundance and diurnal rhythmicity patterns in the short-spined sea urchin *Anthocidaris crassispina*. Est Coast Shelf Sci 58: 703-713

- Freeman SM, Richardson CA, Seed R (2001) Seasonal Abundance, Spatial Distribution, Spawning and Growth of *Astropecten irregularis* (Echinodermata: Asteroidea). *Est Coast Shelf Sci* 53(1): 39-49
- Freire J, García-Allut A (2000) Socioeconomic and biological causes of management failures in European artisanal fisheries: the case of Galicia (NW Spain). *Mar Policy* 24: 375-384
- Fuji A (1967) Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, 15:1-160
- Gabín C, Lorenzo de Dios F (1993) El erizo de mar: un recurso con futuro, Aula del Mar de la Fundación de Caixa Galicia
- Gabín C, Rojo M, Lema M, Martínez S (1998) Comercialización del erizo de mar *Paracentrotus lividus* (LM.) en Galicia durante la campaña 1993 a 1994. In: Penas X (Ed.) *Marisqueo en Galicia*, Edición do Castro, Sada, pp 127-132
- Gage JD (1987) Growth of the deep-sea irregular sea urchins *Echinosisgra phiale* and *Hemiaster expergitus* in the Rockall Trough (N.E. Atlantic Ocean) *Mar Biol* 96: 19-30
- Gage JD (1991) Skeletal growth zones as age -markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris*. *Mar Biol* 110: 217-228
- Gage JD (1992) Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline tagging. *Mar Biol* 114: 607-616
- Gage JD, Tyler PA (1985) Growth and recruitment of the deep-sea urchin *Echinus affinis*. *Mar Biol* 90: 41-53
- Gage JD, Tyler PA, Nichols D (1986) Reproduction and growth of *Echinus acutus* var. *norvegicus* Düben & Koren and *E. elegans* Düben & Koren on the continental slope off Scotland. *J Exp Mar Biol Ecol* 101: 61-83
- Gago J, Range P, Luís O (2003) Growth, reproductive biology and habitat selection of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the coastal waters of Cascais, Portugal. In: Féral JP, David B (Eds.) *Echinoderm research 2001*, AA Balkema, Lisse, pp

269-276

- Garmendia JM, Menchaca I, Belzunce MJ, Franco J, Revilla M (2009) Induction to maturation of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) under laboratory conditions. *Environ Technol* 30 (13): 1441-1446
- Garmendia JM, Menchaca I, Belzunce MJ, Franco J, Revilla M (2010) Seasonal variability in gonad development in the sea urchin (*Paracentrotus lividus*) on the Basque coast (Southeastern Bay of Biscay). *Mar Pollut Bull* 61: 259-266
- Garrabou J, Ballesteros E, Zabala M (2002) Structure and dynamics of North-western Mediterranean rocky benthic communities along a depth gradient. *Est Coast Shelf Sci* 55: 493-508
- Gebauer P, Moreno CA (1995) Experimental validation of the growth rings of *Loxechinus albus* in southern Chile. *Fish Res* 21: 423-435
- Gell FR, Roberts CM (2003) Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. *Trends Ecol Evol* 18: 448-455
- Giese AC, Pearse JS (1974) Introduction: general principles. In: Giese AC, Pearse JS (Eds.) *Reproduction of marine invertebrates 1*. Academic Press, New York, pp 1-49
- Goffredo S, Mattioli G, Zaccanti F (2004) Growth and population dynamics model of the Mediterranean solitary coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae). *Coral Reefs* 23: 433-443
- Gómez-Gesteira M, Beiras R, Presa P, Vilas F (2011) Coastal processes in northwestern Iberia, Spain. *Cont Shelf Res* 31: 367-375
- Gompertz B (1825) On the nature of the function expressive of the law of human mortality and a new mode of determining the value of life contingencies. *Phil Trans Roy Soc* 115: 513-585
- Gonor J (1972) Gonad growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata:echinoidea) and the assumptions of the gonad index methods. *J Exp Mar Biol Ecol* 10: 89-103

- González-Irusta JM (2009) Contribución al conocimiento del erizo de mar *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) en el mar Cantábrico: ciclo gonadal y dinámica de poblaciones. Tesis doctoral, Universidad de Cantabria, Spain
- Goñi R, Adlerstein S, Alvarez-Berastegui D, Forcada A, Reñones O, Criquet G, S. Polti S, Cadiou G, Valle C, Lenfant P, Bonhomme P, Pérez-Ruzafa A, Sánchez-Lizaso J, García-Charton J, Bernard G, Stelzenmüller V, Planes S (2008) Spillover from six western Mediterranean marine protected areas: evidence from artisanal fisheries. *Mar Ecol Prog Ser* 366: 159-174
- Goren AD, Brodie PF, Spotte S, Ray GC, Kaufman HW, Gwinnett AJ, Sciubba JJ, Buck JD (1987) Growth layer groups (GLGs) in the teeth of an adult belukha whale (*Delphinapterus leucas*) of known age: evidence for two annual layers. *Mar Mamm Sci* 3: 14–21
- Graeffe E (1881) ÜBERSICHT DER Seethier fauna des Golfes von Triest I: Die echinoderm. *Arb Zool Inst Wien, Austria* 3(3): 333-344
- Grantham BA, Eckert GL, Shanks AL (2003) Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. *Ecol Appl* 13: S108-S116
- Grosjean P (2001) Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Tesis doctoral, Univ Libre de Bruxelles, Belgium
- Grosjean P, Spirlet C, Jangoux M (1996) Experimental study of growth in the echinoid *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinodermata). *J Exp Mar Biol Ecol* 201: 173-184
- Grupe BM (2006) Purple sea urchins (*Strongylocentrotus purpuratus*) in and out of pits: the effects of microhabitat on population structure, morphology, growth, and mortality. Tesis doctoral, University of Oregon, United States
- Guettaf M (1997) Contribution à l'étude de la variabilité du cycle reproductif (indice gonadique et histologie des gonades) chez *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) en Méditerranée sud-occidentale (Algérie). Tesis doctoral, Univ Aix-Marseille 2, France

- Guettaf M, San Martín GA (1995) Étude de la variabilité de l'indice gonadique de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* en Méditerranée nord-occidentale. Vie Milieu 45(2): 129-137
- Guettaf M, San Martín GA, Francour P (2000) Interpopulation variability of the reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata:Echinoidea) in the South-Western Mediterranean. J Mar Biol Ass U.K. 80: 899-907
- Guidetti P (2004) Consumers of sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in shallow Mediterranean rocky reefs. Helgol Mar Res 58: 110-116
- Guillou M, Michel C (1993) Reproduction and growth of *Sphaerechinus granularis* (Echinodermata: Echinoidea) in southern Brittany. J Mar Biol Ass UK 73: 179–192
- Guillou M, Lumingas LJL (1999) Variation in the reproductive strategy of the sea urchin *Sphaerechinus granularis* related to food availability. J Mar Biol Ass UK 79: 131-136
- Gurevitch J, Hedges LV (1993) Meta-analysis: combining the results of independent experiments. In: Scheiner SM, Gurevitch J (Eds.) Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, New York, pp 378-398
- Gurney LJ, Mundy CM (2004) Reproductive biology: Identifying spawning cycles in the genus *Haliotis*. Technical Report Series, Tasmanian Aquaculture and Fisheries Institute, Hobart, Tasmania, Australia
- Haddon M (2011) Modelling and quantitative methods in fisheries. 2nd ed., CRC Press. 449 pp
- Hagen NT (1996a) Echinoculture: from fishery enhancement to closed cycle cultivation. World Aquaculture 24: 6-19
- Hagen NT (1996b) Tagging sea urchins: a new technique for individual identification. Aquaculture 139: 271-284
- Hagen NT, Jørgensen I, Egeland, ES (2008) Sex-specific seasonal variation in the carotenoid content of sea urchin gonads. Aquat Biol 3:227-235

- Halpern (2003) The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecol Appl* 13(1): S117–S137
- Hanski I (1999) *Metapopulation ecology*. Oxford University Press Inc., New York
- Hanski I, Simberloff D (1997) The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In: Hanski I, Gilpin M (Eds.) *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, pp 5-26
- Hardin JW, Hilbe JM (2007) *Generalized linear models and extensions*, 2nd edition. Stata Press, 387 pp
- Harris LG, Rice B, Nestler EC (1994) Settlement, early survival and growth in a southern gulf of Maine population of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). In: David B, Féral AG, Féral JP, Roux M (Eds.) *Echinoderms through time. Proceedings of the Eighth International Echinoderm Conference*. AA. Balkema, Rotterdam, 701–706
- Harrison S (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol J Linn Soc* 42: 73-88
- Hastings A, Harrison S (1994) Metapopulation dynamics and genetics. *Ann Rev Ecol Syst* 25: 167-188
- Haya de la Sierra D (1990) *Biología y ecología de Paracentrotus lividus en la zona intermareal*. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo, Spain
- Hereu B (2005) Movement patterns of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. *Mar Ecol* 26: 54-62
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E (2004) Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Mar Biol* 144: 1011-1018
- Hereu B, Zabala M, Linares C, Sala E (2005) The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. *Mar Biol* 146: 293-299

- Hernández JC, Clemente S, Brito A (2011) Effects of seasonality on the reproductive cycle of *Diadema* aff. *antillarum* in two contrasting habitats: implications for the establishment of a sea urchin fishery. *Mar Biol* 158:2603–2615
- Hilborn R, Stokes K, Maguire J-J, Smith T, Botsford LW, Mangel M, Orensanz J, Parma A, Rice J, Bell J, Cochrane KL, Garcia S, Hall SJ, Kirkwood GP, Sainsbury K, Stefansson G, Walters C (2004) When can marine reserves improve fisheries management? *Ocean Coast Manage* 47: 197-205
- Hoenig JM, Morgan M, Brown C (1995) Analysing difference between two age determination methods by test of symmetry. *Can J Fish Aquat Sci* 52: 364-368
- Hopper DR, Hunter CL, Richmond RH (1998) Sexual reproduction of the tropical sea cucumber, *Actinopyga mauritiana* (Echinodermata: Holothuroidea), in Guam. *Bull Mar Sci* 63:1-9
- Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Harriott VJ, Moltschaniwskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, Willis BL (2002) Detecting regional variation using meta-analysis and large-scale sampling: latitudinal patterns in recruitment. *Ecol* 83 (2): 436-451
- Hunt H, Scheibling RE (1997) Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 155: 269-301
- Hurlbert SH (1990) Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271
- Hüssy K, Coad JO, Farrell ED, Clausen LW, Clarke MW (2012) Sexual dimorphism in size, age, maturation, and growth characteristics of boarfish (*Capros aper*) in the Northeast Atlantic. *ICES J Mar Sci* 69 (10): 1729-1735
- Iglesias G, Carballo R (2009) Seasonality of the circulation in the Ría de Muros (NW Spain). *J Mar Syst* 78: 94-108
- Iglesias G, Carballo R, Castro A (2008) Baroclinic modelling and analysis of tide- and wind-induced circulation in the Ría de Muros (NW Spain). *J Mar Syst* 74: 475-484
- Jacquín AG, Donval A, Guillou J, Leyzour S, Deslandes E and Guillou M (2006) The reproductive response of the sea urchins *Paracentrotus lividus* (G.) and

- Psammechinus miliaris (L.) to a hyperproteinated macrophytic diet. J Exp Mar Biol Ecol 339: 43-54
- Jamieson GS (1993) Marine invertebrate conservation: evaluation of fisheries over-exploitation concerns. Am Zool 33: 551-567
- Jensen M (1969) Age determination of echinoids. Sarsia 37: 41-44
- Jolicoeur P (1985) A flexible 3-parameter curve for limited or unlimited somatic growth. Growth 49: 271-281
- Jordana E, Guillou M, Lumingas LJL (1997) Age and growth of the sea urchin *Sphaerechinus granularis* in southern Brittany. J Mar Biol Ass UK 77: 1199-1212
- Keats DW, Steele DH, South GR (1983) Food relations and short term aquaculture potential of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) in Newfoundland. Tech Rep meml Univ Nfld Mar Sci Res Lab, 24: 1-24
- Keats DW, Steele DH, South GR (1984) Depth-dependent reproductive output of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F.Müller), in relation to the nature and availability of food. J Exp Mar Biol Ecol 80: 71-91
- Keesing J, Hall J (1998) Review of harvests and status of world sea urchin fisheries points to opportunities for aquaculture. J Shellfish Res 17 (5): 1597-1604
- Kelly MS (2004) Sea urchin aquaculture: a review and outlook. In: Heinzeller T, Nebelsick J (Eds.) Proceedings of the 11th International Echinoderm Conference, munich, pp 283-289
- Kempf M (1962) Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula*. Rec Trav Stat Mar Endoume 25 (39): 47-116
- Kenner MC (1992) Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a Central California kelp forest: recruitment, mortality, growth and diet. Mar Biol 112: 107-118
- Kenner MC, Lares MT (1991) Size at first reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest. Mar Ecol Prog Ser 76: 303-306

- King CK, Hoegh-Guldberg O, Byrne M (1994) Reproductive cycle of *Centrostephanus rodgersii* (Echinoidea), with recommendations for the establishment of a sea urchin fishery in New South Wales. *Mar Biol* 120: 95–106
- Kirby S, Lamare MD, Barker MF (2006) Growth and morphometrics in the New Zealand sea urchin *Pseudechinus huttoni* (Echinoidea: Temnopleuridae). *N Z J Mar Freshw Res* 40: 413–428
- Kramer A, Dennis B, Liebhold AM, Drake JM (2009) The evidence for Allee effects. *Popul Ecol* 51: 341–354
- Kritzer JP, Sale PF (2004) Metapopulation ecology in the sea: from Levins' model to marine ecology and fisheries science. *Fish Fisheries* 5: 131–140
- Kritzer J, Sale P (2006) Marine metapopulations. Elsevier Academic Press
- Lagos NA, Castilla JC, Broitman BR (2008) Spatial environmental correlates of intertidal recruitment: a test using barnacles in northern Chile. *Ecol Monogr* 78: 245–261
- Lai HL, Bradbury A (1998) A modified catch-at-size analysis model for a sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) population. In: Jamieson GS, Campbell A (Eds.) *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate stock assessment and management*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 125: 85–96
- Lamare MD, Mladenov PV (2000) Modelling somatic growth in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *J Exp Mar Biol Ecol* 243: 17–43
- Lane, JEM, Lawrence JM (1980) Seasonal variation in body growth, density and distribution of a population of sand dollars, *Mellita quinquesperforata* (Leske). *Bull Mar Sci* 30 (4): 871–882
- Larsson BAS (1968) SCUBA-studies on vertical distribution of Swedish rocky-bottom echinoderms. A methodological study. *Ophelia* 5: 137–156
- Lau DCC, Dumont CP, Lui GCS, Qiu JW (2011) Effectiveness of a small marine reserve in southern China in protecting the harvested sea urchin *Anthocidaris crassispina*: A mark-and-recapture study. *Biol Conserv* 144 (11): 2674–2683

- Lawrence JM (2007) Edible sea urchins: use and life-history strategies. In: Lawrence JM (Ed.) Edible sea urchins: biology and ecology, 2nd edition, Elsevier. Dev Aquac Fish Sci 37: 1-9
- Lawrence JM, Lawrence AL, Watts SA (2007) Feeding, digestion and digestibility. In: Lawrence JM (Ed.) Edible sea urchins: biology and ecology, 2nd edition, Elsevier. Dev Aquac Fish Sci 37: 135-158
- Lecchini D, Lenfant P, Planes S (2002) Variation in abundance and population dynamics of the sea urchin *Paracentrotus lividus* on the catalan coast (North-western Mediterranean Sea) in relation to habitat and marine reserve. Vie Milieu 52(2-3): 111-118
- Le Direac'h JP (1987) La pêche des oursins en Méditerranée: historique, techniques, législation, production. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie publ, Marseille, pp 335-362
- Le Direac'h JP, Boudouresque CF, Antolic B, Kocatas A, Panayotidis P, Pancucci A (1987) Rapport sur la pêche des oursins en Méditerranée. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie publ, Marseille, pp 329-334
- Le Gall P (1987) Le pêche des oursins en Bretagne. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie publ, Marseille, pp 311-324
- Leoni V, Fernandez C, Jonhson M, Ferrat L, Pergent-Martini C (2003) Preliminary study on spawning periods in the sea urchin *Paracentrotus lividus* from lagoon and marine environments. In: Féral JP, David B (Eds.) Echinoderm research 2001. AA Balkema, Lisse, pp 277-280
- Lesser M, Walker C (1998) Introduction to the special section on sea urchin aquaculture. J Shellfish Res 17 (5): 1505-1506
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull Entomol Soc Am 15: 237-240
- Levins R (1970) Extinction. In: Desternhaber M (Ed.) Some mathematical problems in

- biology. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, pp 77-107
- Levitan DR (1988) Density-dependent size regulation and negative growth in the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi. *Oecologia* 76: 627-629
- Levitan DR (1989) Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecol* 70: 1414-1424
- Levitan DR (1991) Influence of body size and population density on fertilization success and reproductive output in a free-spawning invertebrate. *Biol Bull* 181: 261-268
- Levitan DR, Sewell MA (1998) Fertilization success in free-spawning marine invertebrates: review of the evidence and fisheries implications. In: Jamieson GS, Campbell A (Eds.) *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate stock assessment and management*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 125: 159-164
- Levitan DR, Sewell MA, Chia FS (1992) How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecol* 73 (1): 248-254
- Ling SD, Johnson CR, Ridway K, Hobday AJ, Haddon M (2009) Climate-driven range extension of a sea urchin: inferring future trends by analysis of recent population dynamics. *Glob Change Biol* 15: 719-731
- Lipcius RN, Stockhausen WT, Seitz RD, Geer PJ (2003) Spatial Dynamics and value of a marine protected area and corridor for the blue spawning stock in chesapeake Bay. *Bull Mar Sci* 72: 453-469
- Lloyd M (1967) Mean crowding. *J Anim Ecol* 36: 1-30
- López S, Turon X, Montero E, Palacín C, Duarte CM, Tarjuelo I (1998) Larval abundance, recruitment and early mortality in *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Interannual variability and plankton-benthos coupling. *Mar Ecol Prog Ser* 172: 239-251
- Losada A (2000) La política del mar. Políticas públicas y autonomía: El caso de la pesca gallega. Istmo SA, Madrid.
- Lozano J, Galera J, López S, Turon X, Palacín C, Morera G (1995) Biological cycles

- and recruitment of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 122: 179-191
- Lumingas L (1994) La plasticité chez l'oursin *Sphaerechinus granularis* en rade de Brest (Bretagne, France). Tesis doctoral, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France
- Lundquist CJ, Botsford LW (2011) Estimating larval production of a broadcast spawner: the influence of density, aggregation, and the fertilization Allee effect. *Can J Fish Aquat Sci* 68: 30-42
- Lustres V (2001) El erizo de mar: *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) en las costas de Galicia. Tesis doctoral, Universidad de Santiago de Compostela, Spain
- Man A, Law R, Polunin NVC (1995) Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: A metapopulation model. *Biol Conserv* 71: 197-204
- Martínez I, García FJ, Sánchez AI, Daza JL, Del Castillo F (2003) Biometric parameters and reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in three habitats of Southern Spain. In: Féral JP, David B (Eds.) *Echinoderm Research 2001*. AA Balkema, Lisse, pp 281-287
- McGill R, Tukey JW, Larsen WA (1978) Variations of box plots. *Am Stat* 32 (1): 12-16
- McPherson BF (1968) Feeding and oxygen uptake of the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). *Biol Bull* 135: 308-321
- Meidel SK, Scheibling RE (1998a) Annual reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in differing habitats in Nova Scotia, Canada. *Mar Biol* 131: 461-478
- Meidel SK, Schbeling RE (1998b) Size and age structure of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in different habitats. In: Mooi R, Telford M (Eds.) *Echinoderms*: San Francisco, AA Balkema, Rotterdam, pp 737-742
- Méndez G, Vilas F (2005) Geological antecedents of the Rias Baixas (Galicia, northwest Iberian Peninsula). *J Mar Syst* 54: 195-207
- Mercier A, Hamel JF (2009) Endogenous and exogenous control of gametogenesis and spawning in echinoderms. *Adv Mar Biol* 55, 302 pp

- Micael J, Alves M, Costa A, Jones M (2009) Exploitation and conservation of echinoderms. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 47: 191-208
- Míguez L, Catoira J (1986) Primeras aportaciones sobre la dinámica y rendimiento gonadal de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) en la ría de La Coruña. *Cuad Marisq Publ Téc* 12: 717-722
- Míguez L, Catoira J (1990) Nuevas aportaciones sobre el rendimiento gonadal y las relaciones biométricas de *Paracentrotus lividus* en la ría de La Coruña. *Bentos*, 6: 275-281
- Miller RJ, Nolan SC (2008) Management methods por sea urchin dive fishery with individual fishing zones. *J Shellfish Res* 27: 929-938
- Molares J, Freire J (2003) Development and perspectives for community-based management of the goose barnacle (*Pollicipes pollicipes*) fisheries in Galicia (NW Spain). *Fish Res* 65: 485-492
- Molinet C, Moreno CA, Niklitschek EJ, Matamala M, Neculman M, Arévalo A, Codjambassis J, Diaz P, Diaz M (2012) Reproduction of the sea urchin *Loxechinus albus* across a bathymetric gradient in the Chilean Inland Sea. *Rev Biol Mar Oceanogr* 47 (2): 257-272
- Molloy PP, McLean IB, Côté, IM (2009) Effects of marine reserve age on fish populations: a global meta-analysis. *J App Ecol* 46: 743–751
- Montero-Torreiro MF, García-Martínez P, Catoira JL, Mosquera G (1998) Seasonal variation in biochemical composition in gonads of the sea urchin, *Paracentrotus lividus* Lmk. In: Mooi R and Telford M (eds) *Echinoderms*: San Francisco. Balkema, Rotterdam, pp 753-758
- Montero-Torreiro MF, García-Martínez P (2003) Seasonal changes in the biochemical composition of body components of the sea urchin, *Paracentrotus lividus*, in Lorbé (Galicia, north-western Spain). *J Mar Biol Ass UK* 83: 575-581
- Moore HB (1935) A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part II. *J Mar Biol Ass UK* 20: 109-128

- Morgan LE, Botsford LW (2001) Managing with reserves: modeling uncertainty in larval dispersal for a sea urchin fishery. In: Kruse G, Bez N, Booth A, Dorn M, Hills S, Lipcius R, Pelletier D, Roy C, Smith S, Witherell D (Eds.) Spatial processes and management of marine populations. University of Alaska Sea Grant, pp 667-694
- Morgan LE, Botsford LW, Wing SR, Smith BD (2000) Spatial variability in growth and mortality of the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*, in northern California. Can J Fish Aquat Sci 57: 980-992
- Morgan LE, Shepherd S (2006) Population and spatial structure of two common: temperate reef herbivores: abalone and sea urchins. In: Kritzer J, Sale P (Eds.) Marine metapopulations. Elsevier Academic Press, pp 205-246
- Mortensen T (1927) Handbook of the echinoderms of the British Isles. Oxford, Clarendon Press
- Moylan E (1997) Gonad conditioning and wild stock enhancement of the purple sea urchin *Paracentrotus lividus* on the west coast of Ireland. Bull Aqua Assoc Canada 97: 38-41
- Muir AM, Ebener MP, He JX, Johnson JE (2008) A comparison of the scale and otolith methods of age estimation for lake whitefish in Lake Huron. North Am J Fish Manage 28: 625-635
- Munk JE (1992) Reproduction and growth of green urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) near Kodiak, Alaska. J Shellfish Res 11(2): 245-254
- Nanri T, Fukushima M, Ubaldo JP, Kang BJ, Masunari N, Takada Y, Hatakeyama M, Saigusa M (2011) Occurrence of abnormal sexual dimorphic structures in the gonochoristic crustacean, *Upogebia major* (Thalassinidea: Decapoda), inhabiting mud tidal flats in Japan. J Mar Biol Ass UK 91(5): 1049-1057
- Neefs Y (1938) Remarques sur le cycle sexuel de l'oursin, *Strongylocentrotus lividus*, dans la région de Roscoff. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 206 : 775-777

- Nichols D (1982) A biometrical study of populations of the European sea urchin *Echinus esculentus* (Echinodermata: Echinoidea) from four areas of the British Isles. Australian Museum Memoir 16: 147-163
- Nichols D, Barker MF (1984) A comparative study of reproductive and nutritional periodicities in two populations of *Asterias rubens* (Echinodermata: Asteroidea) from the English Channel. J Mar Biol Ass UK 64: 471-484
- Nichols D, Bishop GM, Sime AAT (1983) The effects of depth and exposure on gonad production in the sea urchin, *Echinus esculentus* from sites around the British Isles. Prog Underw Sci 8: 61-71 pp
- Nichols D, Bishop GM, Sime AAT (1985a) Reproductive and nutritional periodicities in populations of the European sea urchin *Echinus esculentus* (Echinodermata: Echinoidea) from the English Channel. J Mar Biol Ass UK 65: 203-220
- Nichols D, Sime AAT, Bishop GM (1985b) Growth in populations of the sea urchin *Echinus esculentus* L. (Echinodermata: Echinoidea) from the English Channel and Firth of Clyde. J Exp Mar Biol Ecol 86:219-228
- Niell FX, Pastor R (1973) Relaciones tróficas de *Paracentrotus lividus* (Lmk) en la zona litoral. Invest Pesq 37: 1-7
- Nishizaki MT, Ackerman JD (2007) Juvenile–adult associations in sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. droebachiensis*: protection from predation and hydrodynamics in *S. franciscanus*. Mar Biol 151: 135-145
- Nonn H (1966) Les régions côtières de la Galice (Espagne). Étude géomorphologique. Tesis doctoral, Publications de la Faculté des Lettres de l'Université de Strasbourg, Paris
- Ojea J, Martínez D, Novoa S, Cerviño-Otero A, Catoira JL (2008) Datos biométricos e índices de condición del erizo de mar (*Paracentrotus lividus*, Lamarck 1816) en cuatro localidades de Galicia. Foro Ac Rec Mar Rías Gal 10:526-530
- Orensanz JM, Jamieson GS (1998) The assessment and management of spatially structured stocks: an overview of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock assessment and management. In: Jamieson GS, Campbell A (Eds.),

- Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate stock assessment and management. Can Spec Publ Fish Aquat Sci 125: 441-459
- Orensanz JM, Parma AM, Jerez G, Barahona N, Montecinos M, Elias I (2005) What are the key elements for the sustainability of "S-Fisheries"? Insights from South America. Bull Mar Sci 76 (2): 527-226
- Orensanz JM, Parma AM, Turk T, Valero J (2006) Dynamics, assessment and management of exploited natural populations. In: Shumway S, Parsons GJ (Eds.), Scallops: biology, ecology and aquaculture. Dev Aquac Fish Sci 35: 765-868
- Otero-Schmitt J, Pérez-Cirera J (2002) Infralittoral benthic biocoenosis from Northern Ría de Muros, Atlantic Coast of Northwest Spain. Bot Mar 45: 93-122
- Ouréns R, Fernández L, Freire J (2011) Geographic, population, and seasonal patterns in the reproductive parameters of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. Mar Biol 158: 793–804
- Ouréns R, Flores L, Fernández L, Freire J (2013) Habitat and density-dependent growth of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in Galicia (NW Spain). J Sea Res 76:50-60
- Ouréns R, Freire J, Fernández L (2012) Definition of a new unbiased gonad index for aquatic invertebrates and fish: its application to the sea urchin *Paracentrotus lividus*. Aquat Biol 17: 145-152
- Pais A, Chessa L, Serra S, Ruiu A, Meloni G, Donno Y (2007) The impact of commercial and recreational harvesting for *Paracentrotus lividus* on shallow rocky reef sea urchin communities in North-western Sardinia, Italy. Est Coast Shelf Sci 73: 589-597
- Palacín C, Giribet G, Carner S, Dantart L, Turon X (1998) Low densities of sea urchins influence the structure of algal assemblages in the western Mediterranean. J Sea Res 39: 281-290
- Palleiro Nayar J, Sosa-Nishizaki O, Montaña-Moctezuma G (2011) Impact of substrate and the presence of adults on recruitment of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in Baja California. Cienc Mar 37 (1): 59-70

- Palleiro-Nayar JS, Sosa-Nishizaki O, Montaña-Moctezuma G (2009) Estimación de la tasa de crecimiento corporal del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en cautiverio y en el Arrecife Sacramento en la Bahía El Rosario, Baja California, México. Cienc Pesq 17 (2): 21-28
- Pauly D (1981) The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. Ber Dtsch Wiss Komm Meeresforsch 28 (4): 251-282
- Pauly D (1983) Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. FAO Fish Tech Pap 234, 52 pp
- Pearce CM, Scheibling RE (1991) Effect of macroalgae, microbial films, and conspecifics on the induction of metamorphosis of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) J Exp Mar Biol Ecol 147 (2): 147-162
- Pearse JS, Arch SW (1969) The aggregation behavior of *Diadema* (Echinodermata, Echinoidea). Micronesica 5: 165-171
- Pearse JS, Pearse VB (1975) Growth zones in the echinoid skeleton. Am Zool 15: 731-753
- Pederson HG, Johnson CR (2008) Growth and age structure of sea urchins (*Heliocidaris erythrogramma*) in complex barrens and native macroalgal beds in eastern Tasmania. ICES J Mar Sci 65: 1-11
- Pedrotti ML (1993) Spatial and temporal distribution and recruitment of echinoderm larvae in the Ligurian Sea. J Mar Biol Assoc UK 73: 513-530
- Pedrotti ML, Fenaux L (1992) Dispersal of echinoderm larvae in a geographical area marked by upwelling (Ligurian Sea, NW Mediterranean). Mar Ecol Prog Ser 86: 217-227
- Pennington JT (1985) The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. Biol Bull 169: 417-430

- Pérez-Fernández E, Hernández-Urcera J, Fernández L, Vázquez E (2008) Estructura poblacional del erizo (*Paracentrotus lividus*) en dos zonas de intermareal de las costas de Galicia (NO de la Península Ibérica) con distinto grado de explotación. Libro de resúmenes del XV Simpósio Ibérico de Estudos de Biologia Marinha, Funchal, p. 165
- Pfister CA, Bradbury A (1996) Harvesting red sea urchins: recent effects and future predictions. *Ecol Appl* 6: 298-310
- Pineda J (1994) Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a southern California rocky shore. *Mar Ecol Prog Ser* 107: 125-138
- Pineda J (2000) Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials and pitfalls. *Oceanogr East Pac* 1: 84-105
- Pineda J, Reyns NB, Starczak VR (2009) Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul Ecol* 51: 17-32
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed effects models in S and S-Plus. Springer Verlag New-York, Inc. 528 pp
- Pomeroy R, Williams M (1994) Fisheries co-management and small-scale fisheries: a policy brief. Center for living aquatic resources management, Manila, Philippines
- Prego R, Barciela MC, Varela M (1999) Nutrient dynamics in the Galician coastal area (Northwestern Iberian Peninsula): Do the Rias Bajas receive more nutrient salts than the Rias Altas? *Cont Shelf Res* 19: 317-334
- Prego R, Santos-Echeandía J, Filgueiras AV, Varela M, Cobelo-García A (2008) Dissolved and particulate lead in the Corcubión Sound (NW Iberian Peninsula). Comparison with contamination trend in the Galician Rias. *Revista de Investigación Marina* 3: 15-16
- Prince J, Walters C, Ruiz-Ávila R, Sluczanowski P (1998) Territorial user's rights and the Australian abalone (*Haliotis* sp.) fishery. In: Jamieson GS, Campbell A (Eds.) *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate stock assessment and management*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 125: 367-375

- Pulliam H (1988) Sources, sinks, and population regulation. *Am Nat* 132: 652-661
- Quinn JF, Wing SR, Botsford LW (1993) Harvest refugia in marine invertebrate fisheries: models and applications to the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. *Am Zool* 33(6): 537-550
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Régis MB (1978) Croissance de deux échinoïdes du Golfe de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* L.). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Tesis doctoral, Université d'Aix-Marseille III, France
- Régis M (1979) Analyse des fluctuations des indices physiologiques chez deux échinoïdes, (*Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L.)) du Golfe de Marseille. *Tethys* 9 (2):167-181
- Rey Salgado J (1993) Relación morfosedimentaria entre la plataforma continental de Galicia y las Rías Bajas y su evolución durante el Cuaternario. Instituto Español de Oceanografía, Publicaciones Especiales, 17
- Richards FJ (1959) A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot* 10 (29): 290-300
- Richardson CA, Walker P (1991) An analysis of the age structure of the hard shell clam *Mercenaria mercenaria* from acetate peel replicas of shell sections. *ICES J Mar Sci* 50: 493-500
- Rigby R A, Stasinopoulos DM (2001) The GAMLSS project: a flexible approach to statistical modelling. In: Klein B, Korsholm L (Eds.) *New Trends in Statistical Modelling: Proceedings of the 16th International Workshop on Statistical Modelling*, L 249-256, Odense, Denmark
- Rigby R, Stasinopoulos D (2005) Generalized additive models for location, scale and shape. *Appl. Statist* 54 (3): 507-554

- Roa R, Ernst B, Tapia F (1999) Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fish Bull* 97:570-580
- Rodriguez SR (2003). Consumption of drift kelp by in intertidal populations of the sea urchin *Tetrapygus niger* on the central Chilean coast: possible consequences at different ecological levels. *Mar Ecol Prog Ser* 251: 141-1
- Roff DA (1983) An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can J Fish Aquat Sci* 40 (9): 1395-1404
- Rogers-Bennett L, Bennett WA, Festenau HC, Dewees C (1995) Spatial variation in sea red urchin reproduction and morphology: implications for harvest refugia. *Ecol Appl* 5(4): 1171-1180
- Rogers-Bennett L, Rogers DW, Bennett WA, Ebert TA (2003) Modeling red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) growth using six growth functions. *Fish Bull* 101 (3): 614-626
- Runnström S (1927) Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. *B Mus Aarb*, 2:1-67
- Russell MP (1987) Life history traits and resource allocation in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *J Exp Mar Biol Ecol* 108: 199-216
- Russell MP (1998) Resource allocation plasticity in sea urchins: rapid, diet induced, phenotypic changes in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). *J Exp Mar Biol Ecol* 220:1-14
- Russell MP (2000) Spatial and temporal variation in growth of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the Gulf of Maine, USA. In: Barker MF (Ed.), *Echinoderms 2000: Proceedings of the 10th International Echinoderm Conference*, AA Balkema, pp. 533-538
- Russell MP, Ebert TA, Petraitis PS (1998) Field estimates of growth and mortality of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Ophelia* 48 (2): 137-153

- Saborido-Rey F, Junquera S (1998) Histological assessment of variations in sexual maturity of cod (*Gadus morhua* L.) at the Flemish Cap (north-west Atlantic). ICES J Mar Sci 55: 515-521
- Sadoud L (1988) Contribution à l'étude de la biologie de l'oursin régulier *Paracentrotus lividus* des régions de Ain Chorb et du port d'Alger. Mémoire d'études supérieures, Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, Algeria
- Sainsbury KJ (1980) Effect of individual variability on the von Bertalanffy growth equation. Can J Fish Aquat Sci 37: 241-247
- Sala E (1997) Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. Mar Biol 129: 531-539
- Sala E, Ribes M, Hereu B, Zabala M, Alvà V, Coma R, Garrabou J (1998) Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. Mar Ecol Prog Ser 168: 135-145
- Sala E, Zabala M (1996) Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. Mar Ecol Prog Ser 140: 71-81
- Sale P, Hanski I, Kritzer J (2006) The merging of metapopulation theory and marine ecology: establishing the historical context. In: Kritzer J, Sale P (Eds.) Marine metapopulations. Elsevier Academic Press, pp 3-28
- San Martín GA (1995) Contribution a la gestion des stocks d'oursins: etude des populations et transplantations de *Paracentrotus lividus* a Marseille (France, Mediterranee) et production de *Loxechinus albus* a Chiloe (Chili, Pacifique). Tesis doctoral, Université de la Méditerranée Aix-Marseille II, France
- San Martín G, Parma AM, Orensanz JM (2010) The Chilean experience with territorial use rights in fisheries. In: Grafton RQ, Hilborn R, Squires D, Tait M, Williams M (Eds.), Handbook of Marine Fisheries Conservation and Management. Oxford University Press

- Sánchez-Carnero N, Couñago E, Rodríguez-Perez D, Freire J (2011) Exploiting oceanographic satellite data to study the small scale coastal dynamics in a NE Atlantic open embayment. *J Mar Syst* 87: 123-132
- Sánchez-España AI, Martínez-Pita I, García FJ (2004) Gonadal growth and reproduction in the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Echinoidea) from southern Spain. *Hydrobiol* 519: 61-72
- Scheibling RE, Raymond BG (1990) Community dynamics on a subtidal cobble bed following mass mortalities of sea urchins. *Mar Ecol Prog Ser* 63:127-145
- Scheibling RE, Hamm J (1991) Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments. *Mar Biol* 110: 105-116
- Schnute J (1981) A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can J Fish Aquat Sci* 38: 1128-1140
- Schuhbauer A, Brickle P, Arkhipkin A (2010) Growth and reproduction of *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea) at the southerly peripheries of their species range, Falkland Islands (South Atlantic). *Mar Biol* 157: 1837-1847
- Schwarz G (1978) Estimating the dimension of a model. *Ann Statist* 6 (2): 461–464
- Sellem F, Guillou M (2007) Reproductive biology of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats of northern Tunisia (south-east Mediterranean). *J Mar Biol Ass UK* 87: 763-767
- Sellem F, Langar H, Pensado D (2000) Âge et croissance de l'oursin *Paracentrotus lividus* Lamarck, 1816 (Echinodermata-Echinoidea) dans le golfe de Tunis (Méditerranée). *Oceanol Acta* 23 (5): 607-613
- Sellem F, Rézig M (1995) Variabilité du cycle sexuel de l'oursin *Paracentrotus lividus* en fonction du milieu. *Bulletin de l'institut National des Sciences et Technologies de la Mer, Numéro Spécial, Actes du Premier Congrès maghrébin des Sciences de la Mer*, 33-36
- Semroud R (1993) Contribution à la connaissance de l'écosystème à *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans la région d'Alger (Algérie): Etude de quelques

- compartiments. Tesis doctoral, Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, Algeria
- Semroud R, Kada H (1987) Contribution a l'étude de l'oursin *Paracentrotus lividus* dans la region d'Alger: indice de repletion et indice gonadique. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque_international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie, Marseille, pp 117-124
- Seward LCN (2002) The relationship between green sea urchin spawning, spring phytoplankton blooms, and the winter-spring hydrography at selected sites in Maine. Tesis doctoral, University of Maine
- Shelton AO, Woodby DA, Hebert K, Witman JD (2006) Evaluating age determination and spatial patterns of growth in red sea urchins in Shoutheast Alaska. Trans Am Fish Soc 135: 1670-1680
- Sheperd SA, Boudouresque CF (1979) A preliminary note on the movement of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. Trav Sci Parc Nation Port-Cros 5: 155-158
- Shepherd S, Brown L (1993) What is an abalone stock: implications for the role of refugia in conservation. Can J Fish Aquat Sci 50: 2001-2009
- Shpigel M, McBride SC, Marciano S, Lupatsch I (2004) The effect of photoperiod and temperature on the reproduction of the European sea urchin *Paracentrotus lividus*. Aquaculture 232: 343-355
- Shpigel M, McBride SC, Marciano S, Ron S and Beu-Amotz A (2005) Improving gonad colour and somatic index in the European sea urchin *Paracentrotus lividus*. Aquac 245: 101-109
- Sime AAT, Cranmer J (1985) Age and growth of north sea echinoids. J Mar Biol Ass UK 65: 583-588
- Sloan N (1985) Echinoderm fisheries of the world: a review. In: Keegan B, O'Connor B (Eds.) Proceedings of the fifth international echinoderm conference, 1984, Rotterdam, pp 109-124

- Sloan N, Lauridsen C, Harbo R (1987) Recruitment characteristics of the commercially harvested red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in southern British Columbia, Canada. *Fish Res* 5: 55-69
- Smith BD, Botsford LW, Wing SR (1998) Estimation of growth and mortality parameters from size frequency distributions lacking age patterns: the red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) as an example. *Can J Fish Aquat Sci* 55: 1236-1247
- Soualili D, Guillou M, Semroud R (1999) Age and growth of the echinoid *Sphaerechinus granularis* from the Algerian coast. *J Mar Biol Ass UK* 79: 1139-1140
- Soualili DL (2008) Les populations naturelles d'oursins : un outil évaluateur de l'état de santé de la d'Alger. Tesis doctoral, Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, Algeria
- Souto C, Gilcoto M, Fariña-Busto L, Pérez FF (2003) Modeling the residual circulation of a coastal embayment affected by wind-driven upwelling: circulation of the Ría de Vigo (NW Spain). *J Geophys Res* 108 (C11), 3340
- Spirlet C, Grosjean P, Jangoux M (1998) Reproductive cycle of the echinoid *Paracentrotus lividus*: analysis by means of the maturity index. *Invert Reprod Dev* 34(1): 69-81
- Spirlet C, Grosjean P, Jangoux M (2000) Optimization of gonad growth by manipulation of temperature and photoperiod in cultivated sea urchins, *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata). *Aquaculture* 185: 85-99
- Spirlet C, Grosjean P, Jangoux M (2001) Cultivation of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) on extruded feeds: digestive efficiency, somatic and gonadal growth. *Aquac Nutr* 7: 91-99
- Somarakis S, Ganias K, Tserpes G, Koutsikopoulos C (2004) Ovarian allometry and the use of the gonosomatic index: a case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*. *Mar Biol* 146:181-189
- Sumich JL, McCauley JE (1973) Growth of sea urchin, *Allocentrotus fragilis*, off Oregon coast. *Pacif Sci* 27 (2): 156-167

- Stasinopoulos DM, Rigby RA (2007) Generalized additive models for location scale and shape (GAMLSS) in R. *J Stat Softw* 23 (7): 1- 46
- Stoltz JA, Neff BD, Olden JD (2005) Allometric growth and sperm competition in fishes. *J Fish Biol* 67:470-480
- Symonds RC, Kelly MS, Caris-Veyrat C, Young AJ (2007) Carotenoids in the sea urchin *Paracentrotus lividus*: occurrence of 9'-cis-echinenone as the dominant carotenoid in gonad colour determination. *Comp biochem physiol* 148:432-444
- Tanaka M (1982) A new growth curve which expresses infinitive increase. *Publ Amakusa Mar Biol Lab* 6 (2): 167-177
- Tanaka M (1988) Eco-physiological meaning of parametres of ALOG growth curve. *Publ Amakusa Mar Biol Lab* 9 (2): 103-106
- Tegner MJ, Dayton PK (1977) Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing. *Science* 196: 324-326
- Tomas F, Romero J, Turon X (2004) Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 282: 173-184
- Tomas F, Romero J, Turon X (2005) Experimental evidence that intra-specific competition in seagrass meadows reduces reproductive potential in the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Sci Mar* 69(4): 475-484
- Tomšić S, Conides A, Dupčić Radić I, Glamuzina B (2010) Growth, size class frequency and reproduction of purple sea urchin, *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) in Bistrina Bay (Adriatic Sea, Croatia). *Acta Adriat* 51 (1): 65-74
- Tortonese E (1965) *Fauna d'Italia, Echinodermata*. Edizioni Calderini, Bologna
- Trippel EA, Harvey HH (1991) Comparison of methods used to estimate age and length of fishes at sexual maturity using populations of white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can J Fish Aquat Sci* 48: 1446-1459

- Turon X, Giribet G, López S, Palacín C (1995) Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 122: 193-204
- Tuya F, Boyra A, Sánchez-Jerez P, Barbera C, Haroun R (2004) Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiol* 519: 211-214
- Tuya F, Cisneros-Aguirre J, Ortega-Borges L, Haroun RJ (2007) Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: Role of flow-induced forces. *Est Coast Shelf Sci* 73: 481-488
- Tuya F, Duarte P (2012) Role of food availability in the bathymetric distribution of the starfish *Marthasterias glacialis* (Lamk .) on reefs of northern Portugal. *Sci Mar* 76 (1): 9-15
- Unger B, Lott C (1994) In-situ studies on the aggregation behaviour of the sea urchin *Sphaerechinus granularis* Lam. (Echinodermata: Echinoidea). In: David B, Guille A, Féral JP, Roux M (Eds.), *Echinoderms through time. Proceedings of the Eighth International Echinoderm Conference, Dijon, France, 1993*. Balkema, Rotterdam, pp. 913-919
- Unuma T, Yamamoto T, Akiyama T, Shiraishi M, Ohta H (2003) Quantitative changes in yolk protein and other components in the ovary and testis of the sea urchin *Pseudocentrotus depressus*. *J Exp Biol* 206: 365-372
- Urgorri V, Reboreda P, Troncoso JS (1994) Dispersión, demografía y producción gonadal de una población de *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Departamento de Biología Animal, Universidad de Santiago de Compostela.
- Vadas RL, Elnor RW, Garwood PE, Babb IG (1986) Experimental evaluation of aggregation behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. A reinterpretation. *Mar Biol* 90: 433-488
- Vadas RL, Smith BD, Beal B, Dowling T (2002) Sympatric growth morphs and size bimodality in the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Ecol Monogr* 72: 113-132

- Vandeperre F, Higgins RM, Sánchez-Meca J, Maynou F, Goñi R, Martín-Sosa P, Pérez-Ruzafa Á, Afonso P, Bertocci I, Crec'hriou R, D'Anna G, Dimech M, Dorta C, Esparza O, Falcón J, Forcada A, Guala I, Le Direach L, Marcos C, Ojeda-Martínez C, Pipitone C, Schembri P, Stelzenmüller V, Stobart B, Santos R (2011) Effects of no-take area size and age of marine protected areas on fisheries yields: a meta-analytical approach. *Fish Fisheries* 12: 412-426
- Varela M, Prego R, Pazos Y, Moroño Á (2005) Influence of upwelling and river runoff interaction on phytoplankton assemblages in a Middle Galician Ria and Comparison with northern and southern rias (NW Iberian Peninsula). *Estuar Coast Shelf Sci* 64: 721-737
- Vasquez J (2007) Ecology of *Loxechinus albus*. In: Lawrence JM (Ed.) Edible sea urchins: biology and ecology, 2nd edition, Elsevier. *Dev Aquac Fish Sci* 37: 227-241
- Vega-Suárez W, Romero-Kutzner V (2011) Patrón de distribución espacial de *Paracentrotus lividus*. *An Univ Etol* 5: 21-30
- Veiga Villar AJ (1999) Caracterización de la flora y vegetación bentónica marina intermareal y de su riqueza en recursos explotables en las Rías Baixas Gallegas (NO. Península Ibérica). Tesis doctoral, Universidade de A Coruña, Spain
- Verhulst PF (1838) Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement. *Cah Math Phys* 10:113-121
- Verlaque M (1984) Biologie des juvéniles de l'oursin herbivore *Paracentrotus lividus* (Lamarck): sélectivité du broutage et impact de l'espèce sur les communautés algales de substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France). *Bot Mar* 27:401-424
- Verlaque M (1987) Relations entre *Paracentrotus lividus* et le phytobenthos de Méditerranée occidentale. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles, GIS Posidonie, Marseilles, pp 5-36

- Verlaque M, Nédélec H (1983) Biologie de *Paracentrotus lividus* sur substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France): Alimentation des adultes. Vie Milieu 33 (3-4): 191-201
- Verling E, Barnes DKA, Crook AC (2005) Smashing tests? Patterns and mechanisms of adult mortality in a declining echinoid population. Mar Biol 147: 509-515
- von Bertalanffy L (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries of growth laws II). Hum Biol 10 (2):181-213
- Wahle RA, Peckham SH (1999) Density-related reproductive trade-offs in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. Mar Biol 134: 127-137
- Waldron ME, Kerstan M (2001) Age validation in horse mackerel (*Trachurus trachurus*) otoliths. ICES J Mar Sci 58: 806-813
- Walker CW, Unuma T, Lesser MP (2007) Gametogenesis and reproduction of sea urchins. In: Lawrence JM (Ed.) Edible sea urchins: Biology and Ecology, 2nd edition, Elsevier. Dev Aquac Fish Sci 37: 11-30
- Williams H (2002) Sea urchin fisheries of the world: a review of their status, management strategies and biology of the principal species. Department of Primary Industries, Water and Environment, Government of Tasmania, 27 pp
- Williams JR, Babcock RC (2005) Assessment of size at maturity and gonad index methods for the scallop *Pecten novaezelandiae*. N Z J Mar Freshw Res 39: 851-864
- Willis JK, McClain EP, Pichel WG, Walton CC (1985) Comparative performance of multichannel sea surface temperatures. J Geophys Res C 6: 11587–11601
- Wing SR, Botsford LW, Largier JL, Morgan LE (1995) Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. Mar Ecol Prog Ser 128: 199-211
- Wing SR, Botsford LW, Quinn JR (1998) The impact of coastal circulation on the spatial distribution of invertebrate recruitment, with implications for management. Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate stock assessment and management, Can Spec Publ Fish Aquat Sci 125: 285-294

- Wing SR, Gibbs M, Lamare M (2003) Reproductive sources and sinks within a sea urchin, *Evechinus chloroticus*, population of a New Zealand fjord. Mar Ecol Prog Ser 248: 109-123
- Winsor C (1932) The Gompertz curve as a growth curve. Proc Nat Acad Sci 18: 1-8
- Wood S (2006) Generalized additive models: an introduction with R. Chapman & Hall, CRC Press
- Zabala M, Ballesteros E (1989) Surface-dependent strategies and energy flux in benthic marine communities or, why corals do not exist in the Mediterranean. Sci Mar 53: 3-17
- Zachos LG (2009) A new computational growth model for sea urchin skeletons. J Theor Biol 259: 646-657
- Zavodnik D (1987) Synopsis on the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in the Adriatic Sea. In: Boudouresque CF (Ed.) Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. GIS Posidonie Publications, Marseille, France, pp. 221-240
- Zhang Z, Campbell A, Bureau D (2008) Growth and natural mortality rates of red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in British Columbia. J Shellfish Res 27 (5): 1291-1299
- Zhu GP, Dai XJ, Song LM, Xu LX (2011) Size at sexual maturity of bigeye tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: scombridae) in the tropical waters: a comparative analysis. Turk J Fish Aquat Sci 11:149-156
- Ziegler PE, Lyle JM, Haddon M, Ewing GP (2007) Rapid changes in life history characteristics of a long-lived temperate reef fish. Mar Freshw Res 58 (12): 1096-1107
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R, Springer 574 pp



Anexos

ANEXO 1. Transformación de los diferentes índices gonadales a una expresión matemática común

En el capítulo 3 empleamos los índices gonadales de *Paracentrotus lividus* aportados por diversos trabajos. Dada la diversa naturaleza de estos índices, fue necesario transformarlos a una única expresión matemática:

$$IG_1 = PFG(g)/PFI(g) \cdot 100 \quad (\text{Ec. 1})$$

Donde *PFG* representa el peso fresco gonadal y *PFI* es el peso húmedo del individuo

Los otros índices gonadales empleados en la literatura fueron transformados a la expresión anterior del siguiente modo:

$$\text{a) } IG_2 = PSG(g)/PFI(g) \cdot 100 \quad (\text{Ec. 2})$$

Asumimos que la relación entre el *PFG* y el peso seco gonadal (*PSG*) es una constante, ya que el porcentaje de agua en las gónadas no depende del mes de muestreo ni del tamaño del individuo. Esta constante fue estimada a partir de los datos de Urgorri *et al.* (1994) y de nuestros propios muestreo en Galicia (capítulo 5 de la tesis). A partir de 3576 erizos estimamos que

$$PSG = PFG \cdot 0.25 \pm 0.05g ; IG_1 = IG_2 / 0.25$$

$$\text{b) } IG_3 = VG(mL)/PFI(g) \cdot 100 \quad (\text{Ec. 3})$$

De nuevo consideramos que la relación entre el volumen gonadal (VG) y el PFG es una constante, dada la pequeña variabilidad que presentaba la relación. A partir de los datos disponibles en Urgorri *et al.* (1994) para 709 erizos estimamos que

$$VG = PFG \cdot 0.82 \pm 0.15 \text{ mL}; \quad IG_1 = IG_3 / 0.82$$

$$c) \quad IG_4 = PSG(g) / PSI(g) \cdot 100 \quad (\text{Ec. 4})$$

Empleando individuos del Golfo de Marsella (Francia) con diámetros corporales entre 10 y 55 mm, San Martín (1995) estimó la relación entre el peso fresco y el peso seco del individuo (PSI). Para calcular el peso seco corporal, se depositó el individuo entero en una estufa a 70°C durante 48 horas. San Martín propuso dos ecuaciones que relacionan estas variables. Empleamos en este caso la relación potencial obtenida a partir de 30 individuos, ya que fue la que obtuvo un mejor ajuste:

$$PSI = 0.427 \cdot PFI^{0.948}; \quad r^2 = 0.99$$

Puesto que el exponente de la ecuación está próximo a 1, el error que se comete al asumir una relación constante es pequeño. Además, el uso de una constante hace posible transformar índices medios, mientras que si asumimos una relación potencial entre ambas variables la transformación debe ser llevada a cabo sobre los datos brutos (los cuales no están disponibles en la mayoría de los casos). Para mejorar la exactitud de la estimación, estimamos el peso seco de 82 individuos cuyo peso fresco variaba entre 10 y 92 g. Obtuvimos la siguiente relación:

$$IG_1 = 0.35 \cdot PFI \pm 0.01g$$

Con esta relación y la obtenida en a), se estima que:

$$IG_1 = 0.35 / 0.25 \cdot IG_4$$

$$d) \quad IG_5 = PSG(g) / PSC(g) \cdot 100 \quad (\text{Ec. 5})$$

Este índice fue empleado por Lozano *et al.* (1995) and Sellem & Guillou (2007), donde PSC representa el peso seco del caparazón. Para transformar estos datos empleamos las siguientes relaciones:

$$PSI(g) = PSG(g) + PSInt(g) + PSC(g)$$

$$IR = PSInt(g)/PSI(g) \cdot 100$$

$$IG_5 = PSG(g)/PSC(g) \cdot 100$$

Donde *PSInt* es el peso seco del intestino, *IR* es el índice de repleción, y *IG₅* es el índice usado en los artículos (el *IG₅* que aporta Lozano *et al.* (1995) fue extrapolado a las 5 gónadas del individuo). Mediante estas relaciones podemos llegar a la siguiente ecuación:

$$IG_4 = IG_5 \cdot 100 / (IG_5 + IR + 100)$$

Después de aplicar las relaciones obtenidas en a) y c) se obtiene *IG₁*

Lozano *et al.* (1995) ofrecen los índices gonadales para machos y hembras, pero no el índice de repleción. Para transformar los datos tuvimos que asumir que el índice de repleción no varía entre sexos.

Jacquin *et al.* (2006) usaron también el *IG₅* pero no fue posible transformar sus valores puesto que no existía información disponible sobre *IR*.

$$e) \quad IG_6 = PFG(g)/(PFI - PFG(g)) \cdot 100 \quad (\text{Ec. 6})$$

$$\text{Entonces: } 100/IG_6 = (PFI - PFG)/PFG ; 100/IG_6 = PFI/PFG - 1 ; (100 + IG_6)/IG_6 = PFI/PFG$$

Finalmente llegamos a la ecuación:

$$IG_1 = 100 \cdot IG_6 / (100 + IG_6)$$

$$f) \quad IG_7 = PSG(mg)/D^3(cm^3) \quad (\text{Ec. 7})$$

Donde *D* representa el diámetro corporal.

Usando datos de 350 erizos con diámetros de 10 a 55 mm, San Martín (1995) obtuvo la siguiente ecuación potencial para *P. lividus* en el Golfo de Marsella:

$$PFI(g) = 5.6 \cdot 10^{-4} \cdot D^{2.961}(mm); \quad r^2 = 0.994$$

Para llevar a cabo la conversión, asumimos una relación isométrica y reemplazamos el exponente por 3. Los valores fueron entonces transformados a las mismas unidades de masa y volumen, y aplicamos la relación obtenida en a):

$$IG_1 = PFG(g)/PFI(g) \cdot 100; IG_1 = PSG / (0.25 \cdot 5.6 \cdot 10^{-4} \cdot D^3 \cdot 10^4);$$

$$IG_1 = PSG(mg) / (0.25 \cdot 5.6 \cdot D^3 (cm^3)); \text{ y finalmente: } IG_1 = 0.71 \cdot IG_7$$

ANEXO 2. Trabajos revisados que aportan información sobre el índice gonadal de *Paracentrotus lividus*

Relación de los trabajos que no fueron incluidos en el análisis del capítulo 3 y la razón de su exclusión.

Referencia	Región	Razón de la exclusión
Barbaglio <i>et al.</i> (2007)	Italia	Se desconoce el tamaño de la muestra
Catoira (1989)	Galicia (NO España)	Se desconoce el mes de muestreo
Catoira (1993)	Galicia (NO España)	Se desconoce el mes de muestreo
Catoira (1995)	Galicia (NO España)	Datos publicados en otros artículos del autor
Jacquin <i>et al.</i> (2006)	Bretaña (N Francia)	Datos no transformables al IG seleccionado
González-Irusta (2009)	Cantabria (Cantábrico)	Datos no transformables al IG seleccionado
Leoni <i>et al.</i> (2003)	Córcega (Francia)	Sólo indican el IG máximo y mínimo
Míguez & Catoira (1986)	Galicia (NO España)	Datos publicados en Míguez & Catoira (1990)
Montero-Torreiro & García-Martínez (2003)	Galicia (NO España)	Datos publicados en Montero-Torreiro <i>et al.</i> (1998)
Ojea <i>et al.</i> (2008)	Galicia (NO España)	Se desconoce el tamaño de la muestra
Régis (1980)	Marsella (S Francia)	Datos publicados en Régis (1978)

Relación de los trabajos empleados en la síntesis estadística del capítulo 3. Se especifica el IG que se aplicó en cada estudio por medio del número de ecuación asignado en el Anexo 1. Se indican también los trabajos que aportaban los datos gráficamente, y las X hacen referencia a las variables explicativas que fueron consideradas en cada estudio. En todos los análisis se incluyó también la región de estudio y el mes del muestreo.

Referencia	Región	Mar	IG	Hábitat	Prof	Sexo	Talla	Densidad	Datos en gráficos
Allain (1975)	Bretaña (N Francia)	Atl	Ec.1	x					
Arafa <i>et al.</i> (2006)	Bizerte (Túnez)	Med	Ec.1	x					x
Bayed <i>et al.</i> (2005)	Rabat (Marruecos)	Atl	Ec.7	x			x		x
Byrne (1990)	O de Irlanda	Atl	Ec.4	x	x				x
Catoira (1988)	Galicia (Cantábrico)	Atl	Ec.1	x	x				
Catoira (1988)	Galicia (NO España)	Atl	Ec.1	x	x				
Catoira (1991)	Galicia (Cantábrico)	Atl	Ec.1	x	x				
Catoira (1991)	Galicia (NO España)	Atl	Ec.1	x	x				
Crapp & Willis (1975)	Bantry Bay (Irlanda)	Atl	Ec.6	x		x			
Dermeche <i>et al.</i> (2009)	O de Argelia	Med	Ec.7	x	x		x		x
Fenau (1968)	Villefranche-sur-Mer (S Francia)	Med	Ec.3	x					x
Fernandez & Boudouresque (1997)	Córcega (Francia)	Med	Ec.7	x			x	x	x
Fernandez & Boudouresque (2000)	Córcega (Francia)	Med	Ec.1		x		x		x
Gabin <i>et al.</i> (1998)	Galicia (N España)	Atl	Ec.1	x					x
Gago <i>et al.</i> (2003)	Cascais (Portugal)	Atl	Ec.1	x				x	x
Garmendia <i>et al.</i> (2009)	País Vasco (Cantábrico)	Atl	Ec.1	x					x
Garmendia <i>et al.</i> (2010)	País Vasco (Cantábrico)	Atl	Ec.1	x		x			x
Guettaf & San Martín (1995)	Marsella (S Francia)	Med	Ec.1	x	x		x	x	
Guettaf <i>et al.</i> (2000)	Argel (Argelia)	Med	Ec.7	x	x				x
Haya (1990)	Asturias (Cantábrico)	Atl	Ec.1	x		x	x	x	x
Lozano <i>et al.</i> (1995)	Cataluña (NE España)	Med	Ec.5	x	x	x			x
Lustres (2001)	Galicia (Cantábrico)	Atl	Ec.1	x	x		x	x	
Lustres (2001)	Galicia (NO España)	Atl	Ec.1	x	x		x	x	
Martínez <i>et al.</i> (2003)	Andalucía (S España)	Med	Ec.1	x	x	x			x
Martínez <i>et al.</i> (2003)	Andalucía (S España)	Atl	Ec.1	x	x	x			x
Míguez & Catoira (1990)	Galicia (N España)	Atl	Ec.1	x	x				x
Montero-Torreiro <i>et al.</i> (1998)	Galicia (N España)	Atl	Ec.1	x	x				
Régis (1978)	Marsella (S Francia)	Med	Ec.4	x	x	x	x	x	x
San Martín (1995)	Marsella (S Francia)	Med	Ec.1	x	x		x	x	
Sánchez-España <i>et al.</i> (2004)*	Andalucía (S España)	Med	Ec.1	x					x
Sánchez-España <i>et al.</i> (2004)*	Andalucía (S España)	Atl	Ec.1	x					x
Sellem & Rézig (1995)	Túnez (Túnez)	Med	Ec.2	x		x			x
Sellem & Guillou (2007)	Túnez (Túnez)	Med	Ec.5	x	x		x		x
Semroud & Kada (1987)	Argel (Argelia)	Med	Ec.7	x	x		x		x
Spirlet <i>et al.</i> (1998)	Bretaña (N Francia)	Atl	Ec.4	x					x
Symonds <i>et al.</i> (2007)	Bantry Bay (Irlanda)	Atl	Ec.1	x					x
Tomas <i>et al.</i> (2005)	Cataluña (NE España)	Med	Ec.4	x	x		x	x	x
Urgorri <i>et al.</i> (1994)	Galicia (NO España)	Atl	Ec.1	x	x	x	x	x	

*Sólo se usaron los datos no disponibles en Martínez *et al.* (2003)

ANEXO 3. Resultados de los modelos aplicados en el capítulo 3

Se detallan los modelos ajustados y los resultados. IR representa el infralitoral rocoso, CH son las charcas del intermareal y PF simboliza las praderas de fanerógamas. En cada caso se indica el número de observaciones (n), el AIC (criterio de Akaike) y la *deviance* del modelo. Los resultados del modelo incluyen las estimas de los parámetros y sus errores estándar (SE), los t-valores y p-valores. Un punto entre dos variables representa el efecto principal de ambas variables y su interacción, mientras que dos puntos representan la interacción exclusivamente.

Efecto del hábitat

- Atlántico

Este modelo es el único que suaviza la variable temporal. La notación del modelo sigue la nomenclatura del software R, donde la función *s* define el suavizado para cada nivel del factor indicado por *by*, y los dos puntos simbolizan la interacción entre variables. Utilizamos el test de Fisher para determinar si el suavizado es significativo ($p < 0.05$). *edf* representa los grados de libertad estimados para el suavizado.

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	n
IG~ s(mes, by = hábitat) + hábitat+región	1283.41	66236.75	38.2%	245

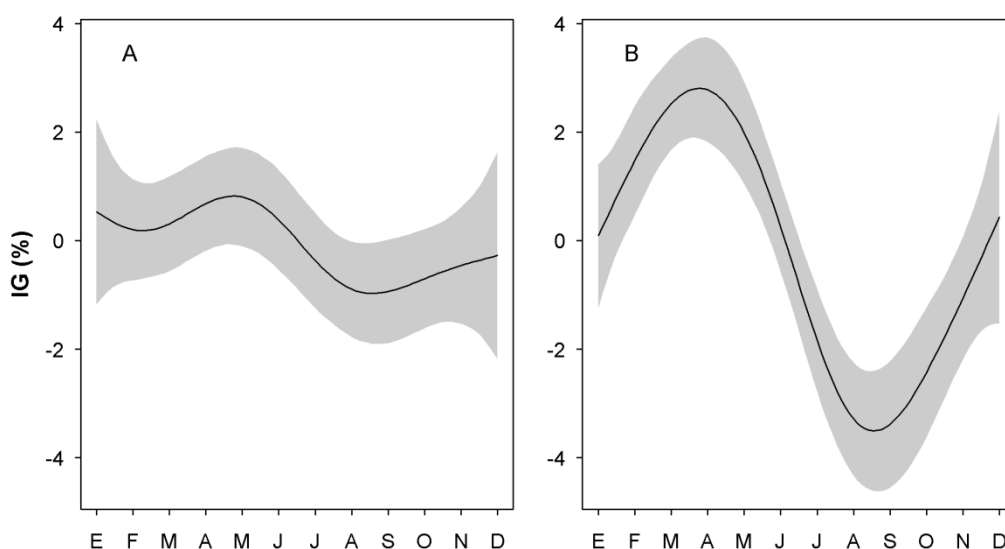


Fig. A1. Patrón temporal del índice gonadal (IG) de *P. lividus* en las charcas del intermareal (A) y en el infralitoral rocoso (B) del Atlántico

	Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	8.56	0.37	23.01	<0.01
IR	1.81	0.38	4.74	0.00
Galicia	-2.87	0.43	-6.73	0.00

	edf	Ref.df	F	p valor
s (Mes: CH)	4.01	4.51	1.72	0.14
s (Mes: IR)	4.41	4.91	13.88	<0.01

- Mediterráneo

Modelo	AIC	Deviance	Explained deviance	n
IG~mes·hábitat +región	70682	5241.75	27.50%	509

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	3.33	0.32	10.41	<0.01	Túnez	-0.95	0.14	-6.65	<0.01
Feb	0.83	0.53	1.57	0.12	Argelia	-0.17	0.18	-0.96	0.34
Mar	0.25	0.45	0.54	0.59	Feb:IR	-0.98	0.69	-1.43	0.15
Abr	2.04	0.59	3.47	<0.01	Mar:IR	-0.23	0.64	-0.37	0.71
May	0.83	0.48	1.71	0.09	Abr:IR	-2.16	0.73	-2.96	0.00
Jun	0.47	0.45	1.05	0.30	May:IR	-0.93	0.65	-1.45	0.15
Jul	0.78	0.49	1.60	0.11	Jun:IR	0.00	0.66	0.00	1.00
Ago	0.54	0.51	1.06	0.29	Jul:IR	-0.21	0.69	-0.31	0.76
Sep	0.54	0.52	1.05	0.30	Ago:IR	-0.83	0.66	-1.25	0.21
Oct	-0.71	0.39	-1.84	0.07	Sep:IR	-1.09	0.66	-1.66	0.10
Nov	-0.64	0.39	-1.63	0.10	Oct:IR	0.29	0.57	0.51	0.61
Dic	-0.39	0.42	-0.92	0.36	Nov:IR	-0.13	0.55	-0.24	0.81
IR	-0.24	0.44	-0.54	0.59	Dic:IR	-0.50	0.57	-0.89	0.37

Efecto de la región y de la estacionalidad

- Infralitoral rocoso

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	n
IG~región·mes	54003.93	2457.51	72.10%	555

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	7.32	0.77	9.52	<0.01	Sep:Med andaluz	3.88	1.42	2.74	0.01
Feb	3.62	2.29	1.58	0.12	Oct:Med andaluz	-1.41	2.32	-0.61	0.54
Mar	2.36	1.11	2.12	0.03	Nov:Med andaluz	0.65	1.63	0.40	0.69
Abr	6.04	2.40	2.51	0.01	Dic:Med andaluz	-0.33	2.29	-0.14	0.89
May	0.82	1.34	0.61	0.54	Feb:Cataluña	-3.54	2.79	-1.27	0.20
Jun	1.03	1.07	0.96	0.34	Mar:Cataluña	-2.46	1.90	-1.29	0.20
Jul	-3.29	0.97	-3.37	<0.01	Abr:Cataluña	-7.42	2.75	-2.70	0.01
Ago	-2.97	0.98	-3.03	<0.01	May:Cataluña	-2.59	1.85	-1.40	0.16
Sep	-4.42	0.90	-4.90	<0.01	Jun:Cataluña	-2.13	1.68	-1.27	0.21
Oct	0.79	2.05	0.39	0.70	Jul:Cataluña	2.67	1.62	1.65	0.10
Nov	-0.82	1.16	-0.71	0.48	Ago:Cataluña	2.45	1.68	1.46	0.14
Dic	1.13	1.87	0.61	0.55	Sep:Cataluña	3.95	1.73	2.28	0.02
Irlanda	3.45	4.67	0.74	0.46	Oct:Cataluña	-1.05	2.55	-0.41	0.68
Atl andaluz	0.60	4.23	0.14	0.89	Nov:Cataluña	-0.16	1.82	-0.09	0.93
Med andaluz	-3.77	1.13	-3.33	<0.01	Dic:Cataluña	-1.25	2.43	-0.52	0.61
Cataluña	-3.10	1.35	-2.30	0.02	Feb:S Francia	-5.55	2.37	-2.35	0.02
S Francia	-3.81	0.94	-4.07	<0.01	Mar:S Francia	-3.06	1.30	-2.34	0.02
Túnez	-5.69	0.80	-7.08	<0.01	Abr:S Francia	-6.31	2.50	-2.52	0.01
Argelia	-3.65	0.97	-3.75	<0.01	May:S Francia	-1.97	1.47	-1.34	0.18
Feb:Irlanda	-4.62	5.94	-0.78	0.44	Jun:S Francia	-0.36	1.31	-0.27	0.79
Mar:Irlanda	-0.71	6.05	-0.12	0.91	Jul:S Francia	4.38	1.26	3.49	<0.01
Abr:Irlanda	-4.84	7.30	-0.66	0.51	Ago:S Francia	1.24	1.15	1.08	0.28
May:Irlanda	1.15	5.74	0.20	0.84	Sep:S Francia	2.43	1.07	2.27	0.02
Jun:Irlanda	0.90	5.68	0.16	0.87	Oct:S Francia	-3.04	2.13	-1.43	0.15
Jul:Irlanda	0.38	5.79	0.07	0.95	Nov:S Francia	-0.65	1.31	-0.50	0.62
Ago:Irlanda	-1.74	4.95	-0.35	0.72	Dic:S Francia	-3.20	1.96	-1.63	0.10
Sep:Irlanda	0.00	0.00	NA	NA	Feb:Túnez	-2.86	2.33	-1.23	0.22
Oct:Irlanda	-4.67	5.46	-0.86	0.39	Mar:Túnez	-1.86	1.18	-1.58	0.11
Nov:Irlanda	-2.04	5.84	-0.35	0.73	Abr:Túnez	-5.68	2.43	-2.33	0.02
Dic:Irlanda	-2.18	6.49	-0.34	0.74	May:Túnez	0.16	1.40	0.12	0.91
Feb:Atl andaluz	-0.78	7.38	-0.11	0.92	Jun:Túnez	-0.13	1.16	-0.11	0.91
Mar:Atl andaluz	1.76	7.64	0.23	0.82	Jul:Túnez	3.86	1.05	3.67	<0.01
Abr:Atl andaluz	-8.74	5.53	-1.58	0.11	Ago:Túnez	3.36	1.05	3.21	<0.01
May:Atl andaluz	-6.76	4.49	-1.51	0.13	Sep:Túnez	4.67	0.97	4.81	<0.01
Jun:Atl andaluz	-4.48	4.89	-0.92	0.36	Oct:Túnez	-0.04	2.09	-0.02	0.98
Jul:Atl andaluz	-0.03	4.90	-0.01	0.99	Nov:Túnez	0.66	1.20	0.55	0.58
Ago:Atl andaluz	-1.37	4.67	-0.29	0.77	Dic:Túnez	-1.49	1.89	-0.79	0.43
Sep:Atl andaluz	1.32	4.95	0.27	0.79	Feb:Argelia	-4.19	2.42	-1.73	0.08
Oct:Atl andaluz	0.00	0.00	NA	NA	Mar:Argelia	-2.79	1.37	-2.04	0.04
Nov:Atl andaluz	-2.05	5.06	-0.41	0.69	Abr:Argelia	-7.23	2.51	-2.88	<0.01
Dic:Atl andaluz	-3.48	5.42	-0.64	0.52	May:Argelia	-2.36	1.50	-1.57	0.12
Feb:Med andaluz	-3.09	2.62	-1.18	0.24	Jun:Argelia	-2.08	1.30	-1.60	0.11
Mar:Med andaluz	-2.55	1.60	-1.60	0.11	Jul:Argelia	2.78	1.25	2.22	0.03
Abr:Med andaluz	-3.55	2.91	-1.22	0.22	Ago:Argelia	2.44	1.25	1.95	0.05
May:Med andaluz	-1.00	1.76	-0.57	0.57	Sep:Argelia	3.28	1.16	2.84	<0.01
Jun:Med andaluz	-0.65	1.64	-0.40	0.69	Oct:Argelia	-2.45	2.16	-1.13	0.26
Jul:Med andaluz	4.72	1.73	2.72	0.01	Nov:Argelia	-0.76	1.35	-0.56	0.58
Ago:Med andaluz	2.74	1.50	1.82	0.07	Dic:Argelia	-2.10	2.01	-1.04	0.30

- Praderas de fanerógamas

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	n
IG~región·mes	42310.40	2561.05	36.50%	284

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	3.32	0.46	7.18	<0.01	Nov:Córcega	-0.71	7.79	-0.09	0.93
Feb	1.94	0.99	1.95	0.05	Dic:Córcega	-0.30	8.97	-0.03	0.97
Mar	1.04	0.74	1.41	0.16	Feb:Túnez	-1.70	1.15	-1.48	0.14
Abr	2.49	0.85	2.92	<0.01	Mar:Túnez	-1.34	0.89	-1.50	0.13
May	1.60	0.75	2.13	0.03	Abr:Túnez	0.71	1.37	0.52	0.60
Jun	0.29	0.62	0.47	0.64	May:Túnez	-0.88	0.99	-0.89	0.37
Jul	0.92	0.72	1.28	0.20	Jun:Túnez	1.57	1.04	1.50	0.13
Ago	0.61	0.86	0.71	0.48	Jul:Túnez	0.31	1.03	0.30	0.76
Sep	0.62	0.84	0.74	0.46	Ago:Túnez	0.04	1.07	0.04	0.97
Oct	-0.04	0.67	-0.07	0.95	Sep:Túnez	0.32	1.08	0.29	0.77
Nov	-0.13	0.65	-0.19	0.85	Oct:Túnez	-0.74	0.81	-0.91	0.36
Dic	-0.29	0.71	-0.41	0.68	Nov:Túnez	-0.58	0.80	-0.73	0.47
Córcega	3.26	6.63	0.49	0.62	Dic:Túnez	0.14	0.88	0.16	0.87
Túnez	-1.32	0.60	-2.19	0.03	Feb:Argelia	-1.80	1.62	-1.11	0.27
Argelia	0.72	1.00	0.72	0.47	Mar:Argelia	-1.62	1.38	-1.18	0.24
Feb:Córcega	-0.78	8.65	-0.09	0.93	Abr:Argelia	-4.02	1.35	-2.99	<0.01
Mar:Córcega	1.37	11.21	0.12	0.90	May:Argelia	-3.01	1.29	-2.33	0.02
Abr:Córcega	-2.08	9.68	-0.22	0.83	Jun:Argelia	-2.16	1.18	-1.83	0.07
May:Córcega	-3.05	7.29	-0.42	0.68	Jul:Argelia	-1.46	1.37	-1.06	0.29
Jun:Córcega	-2.92	7.21	-0.41	0.69	Ago:Argelia	-0.48	1.53	-0.31	0.76
Jul:Córcega	-2.98	7.38	-0.40	0.69	Sep:Argelia	-1.12	1.52	-0.74	0.46
Ago:Córcega	-1.65	7.74	-0.21	0.83	Oct:Argelia	-1.57	1.23	-1.28	0.20
Sep:Córcega	-1.52	8.77	-0.17	0.86	Nov:Argelia	-1.20	1.25	-0.96	0.34
Oct:Córcega	-2.27	7.91	-0.29	0.77	Dic:Argelia	-0.76	1.31	-0.58	0.56

- Charcas del intermareal

Modelo	AIC	Deviance	Explained deviance	n
IG~región·mes	37980.60	1832.18	62%	196

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	2.29	0.61	3.77	<0.01	May:N Francia	0.84	6.12	0.14	0.89
Feb	0.78	1.02	0.77	0.44	Jun:N Francia	-1.31	4.96	-0.27	0.79
Mar	2.03	1.30	1.56	0.12	Jul:N Francia	-1.56	5.43	-0.29	0.77
Abr	2.04	1.01	2.01	0.05	Ago:N Francia	-2.84	4.53	-0.63	0.53
May	0.18	0.79	0.23	0.82	Sep:N Francia	-2.63	4.57	-0.58	0.57
Jun	-1.04	0.69	-1.50	0.14	Oct:N Francia	-0.68	4.98	-0.14	0.89
Jul	-1.32	0.66	-2.00	0.05	Nov:N Francia	-0.10	5.33	-0.02	0.99
Ago	-1.17	0.71	-1.65	0.10	Dic:N Francia	-0.17	5.45	-0.03	0.98
Sep	-1.18	0.67	-1.74	0.08	Feb:Cantábrico	1.42	2.33	0.61	0.54
Oct	-1.55	0.64	-2.42	0.02	Mar:Cantábrico	0.27	2.76	0.10	0.92
Nov	-1.04	0.69	-1.51	0.13	Abr:Cantábrico	1.16	2.87	0.41	0.69
Dic	-0.64	0.75	-0.86	0.39	May:Cantábrico	4.59	2.35	1.95	0.05
Irlanda	9.40	3.25	2.90	<0.01	Jun:Cantábrico	5.17	2.44	2.12	0.04
N Francia	5.53	4.07	1.36	0.18	Jul:Cantábrico	-0.98	1.45	-0.68	0.50
Cantábrico	2.60	1.32	1.98	0.05	Ago:Cantábrico	-0.78	1.62	-0.48	0.63
Galicia	2.19	2.01	1.09	0.28	Sep:Cantábrico	0.40	1.71	0.23	0.82
Feb:Irlanda	-2.17	6.16	-0.35	0.72	Oct:Cantábrico	0.69	1.75	0.40	0.69
Mar:Irlanda	-4.81	4.09	-1.18	0.24	Nov:Cantábrico	0.56	1.71	0.33	0.74
Abr:Irlanda	-5.00	4.11	-1.22	0.23	Dic:Cantábrico	0.61	1.95	0.32	0.75
May:Irlanda	-1.79	4.62	-0.39	0.70	Feb:Galicia	-0.45	2.27	-0.20	0.84
Jun:Irlanda	-1.40	3.99	-0.35	0.73	Mar:Galicia	0.61	2.91	0.21	0.83
Jul:Irlanda	-3.41	3.77	-0.90	0.37	Abr:Galicia	-0.62	2.38	-0.26	0.79
Ago:Irlanda	-2.42	3.67	-0.66	0.51	May:Galicia	3.78	2.82	1.34	0.18
Sep:Irlanda	-3.92	3.65	-1.08	0.28	Jun:Galicia	3.36	3.37	1.00	0.32
Oct:Irlanda	-1.44	4.03	-0.36	0.72	Jul:Galicia	1.61	2.26	0.71	0.48
Nov:Irlanda	-3.24	3.84	-0.84	0.40	Ago:Galicia	1.51	2.17	0.70	0.49
Dic:Irlanda	-3.61	4.34	-0.83	0.41	Sep:Galicia	-2.40	2.06	-1.17	0.25
Feb:N Francia	-0.47	7.22	-0.07	0.95	Oct:Galicia	2.74	2.17	1.27	0.21
Mar:N Francia	0.19	5.97	0.03	0.97	Nov:Galicia	1.06	2.43	0.44	0.66
Abr:N Francia	-0.40	6.39	-0.06	0.95	Dic:Galicia	2.61	3.00	0.87	0.39

Efecto de la profundidad

- Infralitoral rocoso

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	n
IG~Prof:región+ mes·región	34242	1705.05	69.20%	328

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	3.92	0.56	7.03	<0.01	Ju:Galicia	-3.27	1.22	-2.69	0.01
Feb	-0.32	0.73	-0.44	0.66	Ago:Galicia	-3.60	1.20	-3.01	<0.01
Mar	-0.24	0.74	-0.32	0.75	Sep:Galicia	-3.18	1.13	-2.81	0.01
Abr	-0.95	0.66	-1.45	0.15	Oct:Galicia	2.16	2.17	1.00	0.32
May	-1.37	0.62	-2.23	0.03	Nov:Galicia	0.43	1.36	0.32	0.75
Jun	-1.07	0.65	-1.65	0.10	Dic:Galicia	1.99	2.14	0.93	0.35
Jul	-0.17	0.75	-0.23	0.82	Feb:S Francia	-1.62	0.94	-1.72	0.09
Ago	-0.11	0.75	-0.14	0.89	Mar:S Francia	-0.46	1.01	-0.46	0.65
Sep	-0.91	0.66	-1.38	0.17	Abr:S Francia	0.76	0.97	0.79	0.43
Oct	-1.11	0.64	-1.74	0.08	May:S Francia	0.26	0.88	0.29	0.77
Nov	-1.06	0.65	-1.64	0.10	Jun:S Francia	1.75	1.00	1.75	0.08
Dic	-0.77	0.68	-1.14	0.26	Jul:S Francia	1.26	1.10	1.15	0.25
Galicia	3.44	1.19	2.89	<0.01	Ago:S Francia	-1.62	0.97	-1.67	0.10
S Francia	0.00	1.00	0.00	1.00	Sep:S Francia	-1.08	0.89	-1.22	0.23
Prof	-0.20	0.04	-5.12	<0.01	Oct:S Francia	-1.14	0.86	-1.32	0.19
Feb:Galicia	3.55	2.51	1.42	0.16	Nov:S Francia	-0.52	0.89	-0.59	0.56
Mar:Galicia	2.87	1.37	2.09	0.04	Dic:S Francia	-1.30	0.90	-1.45	0.15
Abr:Galicia	7.97	2.81	2.84	<0.01	Galicia:Prof	0.10	0.22	0.45	0.66
May:Galicia	2.49	1.49	1.67	0.10	S Francia:Prof	0.14	0.10	1.42	0.16
Jun:Galicia	2.33	1.26	1.84	0.07					

- Praderas de fanerógamas

Modelo	AIC	Deviance	Explained deviance
IG~Prof:región+región·mes	24831.3	1694.77	26.70%

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	3.54	0.52	6.76	<0.01	Dic	-0.61	0.72	-0.84	0.40
Prof	-0.05	0.03	-1.57	0.12	Prof:Argelia	-0.19	0.07	-2.74	0.01
Argelia	0.89	0.93	0.95	0.34	Argelia:Feb	-0.97	1.40	-0.69	0.49
Feb	1.24	0.90	1.37	0.17	Argelia:Mar	-0.69	1.25	-0.55	0.58
Mar	0.67	0.72	0.94	0.35	Argelia:Abr	-3.15	1.22	-2.57	0.01
Abr	2.13	0.85	2.51	0.01	Argelia:May	-1.38	1.10	-1.26	0.21
May	0.39	0.65	0.61	0.55	Argelia:Jun	-1.65	1.03	-1.60	0.11
Jun	0.11	0.62	0.18	0.86	Argelia:Jul	-0.83	1.19	-0.69	0.49
Jul	0.57	0.67	0.86	0.39	Argelia:Ago	1.87	1.26	1.49	0.14
Ago	-1.55	0.65	-2.39	0.02	Argelia:Sep	1.24	1.32	0.94	0.35
Sep	-1.27	0.70	-1.81	0.07	Argelia:Oct	-0.04	1.09	-0.03	0.97
Oct	-0.96	0.63	-1.53	0.13	Argelia:Nov	0.02	1.11	0.02	0.98
Nov	-0.85	0.64	-1.33	0.19	Argelia:Dic	-0.34	1.15	-0.29	0.77

Efecto del tamaño

- Infralitoral rocoso

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	n
IG~Talla·región+ mes·región	14956.67	546.08	81.50%	174

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	10.79	5.79	1.86	0.06	Jun:S Francia	-1.38	2.80	-0.49	0.62
Feb	3.34	3.16	1.06	0.29	Jul:S Francia	2.29	2.86	0.80	0.42
Mar	3.77	2.95	1.28	0.20	Ago:S Francia	-0.77	2.66	-0.29	0.77
Abr	6.17	3.59	1.72	0.09	Oct:S Francia	-4.13	3.55	-1.16	0.25
May	3.74	3.33	1.12	0.26	Nov:S Francia	-2.22	3.43	-0.65	0.52
Jun	1.83	2.73	0.67	0.50	Dic:S Francia	-3.54	3.55	-1.00	0.32
Jul	-1.32	2.77	-0.47	0.64	Feb:Argelia	-4.12	3.44	-1.20	0.23
Ago	-1.09	2.61	-0.42	0.68	Mar:Argelia	-3.31	3.38	-0.98	0.33
Oct	1.71	3.52	0.49	0.63	Abr:Argelia	-7.60	3.81	-2.00	0.05
Nov	0.88	3.39	0.26	0.80	May:Argelia	-5.18	3.56	-1.45	0.15
Dic	1.56	3.51	0.44	0.66	Jun:Argelia	-2.53	3.06	-0.83	0.41
S Francia	-10.76	5.87	-1.83	0.07	Jul:Argelia	0.61	3.10	0.20	0.84
Argelia	-14.95	6.07	-2.46	0.02	Ago:Argelia	1.07	3.03	0.35	0.72
Talla	-0.05	0.09	-0.58	0.56	Oct:Argelia	-3.52	3.72	-0.95	0.34
Feb:S Francia	-5.38	3.19	-1.68	0.09	Nov:Argelia	-3.14	3.58	-0.88	0.38
Mar:S Francia	-4.61	3.01	-1.53	0.13	Dic:Argelia	-2.20	3.79	-0.58	0.56
Abr:S Francia	-6.43	3.64	-1.77	0.08	S Francia:Talla	0.12	0.09	1.42	0.16
May:S Francia	-5.05	3.37	-1.50	0.14	Argelia:Talla	0.25	0.09	2.74	0.01

- Praderas de fanerógamas

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	n
IG~mes·región+Talla·región	21835.14	1432.55	24.90%	166

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	2.37	1.01	2.33	0.02	Talla	0.01	0.02	0.62	0.54
Feb	1.75	0.91	1.92	0.06	Feb:Argelia	-1.55	2.22	-0.70	0.49
Mar	0.85	0.67	1.28	0.20	Mar:Argelia	-1.78	1.93	-0.92	0.36
Abr	2.33	0.80	2.90	<0.01	Abr:Argelia	-4.39	1.82	-2.41	0.02
May	0.80	0.63	1.28	0.20	May:Argelia	-2.72	1.77	-1.54	0.13
Jun	0.16	0.57	0.28	0.78	Jun:Argelia	-2.70	1.67	-1.62	0.11
Jul	0.96	0.64	1.50	0.14	Jul:Argelia	-2.08	1.89	-1.10	0.27
Ago	-1.01	0.61	-1.66	0.10	Ago:Argelia	0.61	2.00	0.31	0.76
Sep	-0.72	0.66	-1.09	0.28	Sep:Argelia	0.00	2.30	0.00	1.00
Oct	-0.49	0.57	-0.86	0.39	Oct:Argelia	-2.11	1.66	-1.27	0.21
Nov	-0.40	0.58	-0.70	0.49	Nov:Argelia	-1.82	1.71	-1.06	0.29
Dic	-0.06	0.68	-0.08	0.93	Dic:Argelia	-1.27	1.87	-0.68	0.50
Argelia	-0.24	2.31	-0.10	0.92	Argelia:Talla	0.06	0.04	1.41	0.16

Efecto del sexo

- Todos hábitats

Modelo	AIC	Deviance	Deviance explicada	n
IG~mes·sexo+sexo·hábitat+mes·región+hábitat:mes	27021.5	791.58	82.30%	294

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Intercept	3.27	0.39	8.44	<0.01	Med andaluz	1.51	1.49	1.01	0.31
Feb	-1.84	0.45	-4.10	<0.01	Cataluña	0.92	0.96	0.95	0.34
Mar	-0.33	0.52	-0.63	0.53	Túnez	-1.42	0.39	-3.66	<0.01
Abr	-0.12	0.59	-0.20	0.84	Feb:Machos	0.24	0.46	0.52	0.60
May	-1.00	0.49	-2.03	0.04	Mar:Machos	-0.11	0.47	-0.23	0.82
Jun	0.57	0.62	0.93	0.35	Abr:Machos	0.60	0.56	1.06	0.29
Jul	2.08	0.74	2.83	0.01	May:Machos	0.04	0.46	0.08	0.94
Ago	-1.46	0.47	-3.10	<0.01	Jun:Machos	-0.05	0.57	-0.08	0.93
Nov	-1.36	0.45	-3.01	<0.01	Jul:Machos	0.42	0.53	0.80	0.43
Dic	-1.76	0.43	-4.07	<0.01	Ago:Machos	-0.12	0.46	-0.26	0.79
Machos	0.07	0.35	0.19	0.85	Nov:Machos	0.08	0.41	0.20	0.84
CH	0.71	0.42	1.71	0.09	Dic:Machos	-0.67	0.40	-1.70	0.09
PF	0.25	0.38	0.66	0.51	CH:Machos	-0.29	0.49	-0.60	0.55
Cantábrico	0.71	0.42	1.71	0.09	PF:Machos	-0.17	0.23	-0.76	0.45
Galicia	4.73	2.41	1.96	0.05	Feb:Cantábrico	1.79	0.65	2.75	0.01
Atl andaluz	4.62	3.39	1.36	0.17	Mar:Cantábrico	1.48	0.76	1.96	0.05

(Continuación)

	Estima	SE	t valor	p valor		Estima	SE	t valor	p valor
Abr:Cantábrico	1.66	0.84	1.99	0.05	Mar:Cataluña	0.29	1.34	0.22	0.83
May:Cantábrico	2.27	0.68	3.33	<0.01	Abr:Cataluña	-1.66	1.19	-1.40	0.16
Jun:Cantábrico	1.95	0.75	2.62	0.01	May:Cataluña	-0.80	1.13	-0.71	0.48
Jul:Cantábrico	-2.01	0.53	-3.78	<0.01	Jun:Cataluña	-1.65	1.18	-1.39	0.16
Ago:Cantábrico	-0.05	0.49	-0.11	0.91	Jul:Cataluña	-2.90	1.26	-2.31	0.02
Nov:Cantábrico	0.56	0.56	0.99	0.32	Ago:Cataluña	1.00	1.18	0.85	0.39
Dic:Cantábrico	0.97	0.56	1.76	0.08	Nov:Cataluña	0.34	1.20	0.28	0.78
Feb:Galicia	4.51	3.31	1.36	0.17	Dic:Cataluña	1.91	1.29	1.48	0.14
Mar:Galicia	5.11	3.53	1.45	0.15	Feb:Túnez	2.20	0.57	3.89	<0.01
Abr:Galicia	6.47	3.70	1.75	0.08	Mar:Túnez	0.73	0.52	1.41	0.16
May:Galicia	4.76	3.32	1.43	0.15	Abr:Túnez	0.22	0.63	0.35	0.72
Jun:Galicia	1.96	3.75	0.52	0.60	May:Túnez	0.75	0.52	1.45	0.15
Jul:Galicia	-5.18	3.27	-1.59	0.11	Jun:Túnez	1.43	0.66	2.15	0.03
Ago:Galicia	-2.40	2.77	-0.87	0.39	Jul:Túnez	-1.93	0.75	-2.57	0.01
Nov:Galicia	2.04	3.37	0.61	0.55	Ago:Túnez	1.55	0.53	2.89	<0.01
Dic:Galicia	3.32	3.71	0.89	0.37	Nov:Túnez	0.66	0.46	1.44	0.15
Feb:Atl andaluz	4.55	5.70	0.80	0.43	Dic:Túnez	1.36	0.43	3.17	<0.01
Mar:Atl andaluz	4.50	6.15	0.73	0.47	Feb:CH	1.79	0.65	2.75	0.01
Abr:Atl andaluz	-2.95	4.05	-0.73	0.47	Mar:CH	1.48	0.76	1.96	0.05
May:Atl andaluz	-4.96	3.50	-1.42	0.16	Abr:CH	1.66	0.84	1.99	0.05
Jun:Atl andaluz	-4.01	3.91	-1.03	0.31	May:CH	2.27	0.68	3.33	<0.01
Jul:Atl andaluz	-5.63	3.95	-1.42	0.16	Jun:CH	1.95	0.75	2.62	0.01
Ago:Atl andaluz	-2.81	3.73	-0.76	0.45	Jul:CH	-2.01	0.53	-3.78	<0.01
Nov:Atl andaluz	-1.54	4.02	-0.38	0.70	Ago:CH	-0.05	0.49	-0.11	0.91
Dic:Atl andaluz	-0.27	4.13	-0.07	0.95	Nov:CH	0.56	0.56	0.99	0.32
Feb:Med andaluz	1.75	2.09	0.84	0.40	Dic:CH	0.97	0.56	1.76	0.08
Mar:Med andaluz	-0.42	1.94	-0.22	0.83	Feb:PF	-0.08	0.64	-0.13	0.90
Abr:Med andaluz	-1.60	1.84	-0.87	0.39	Mar:PF	-0.52	0.50	-1.04	0.30
May:Med andaluz	-0.50	1.81	-0.28	0.78	Abr:PF	3.02	0.79	3.83	<0.01
Jun:Med andaluz	-1.66	1.91	-0.87	0.38	May:PF	1.50	0.57	2.65	0.01
Jul:Med andaluz	-2.93	2.03	-1.44	0.15	Jun:PF	-0.49	0.65	-0.75	0.45
Ago:Med andaluz	0.21	1.84	0.11	0.91	Jul:PF	1.23	0.69	1.79	0.08
Nov:Med andaluz	0.15	1.86	0.08	0.93	Ago:PF	0.85	0.65	1.31	0.19
Dic:Med andaluz	1.48	1.95	0.76	0.45	Nov:PF	0.09	0.44	0.21	0.83
Feb:Cataluña	1.80	1.34	1.34	0.18	Dic:PF	0.42	0.43	0.96	0.34

ANEXO 4. Trabajos revisados que aportan información sobre la época y la frecuencia de puesta de *Paracentrotus lividus*

Se detalla la localidad y el hábitat de estudio, así como la metodología utilizada para determinar la época de puesta. IR: Infralitoral rocoso, CH: Charcas del intermareal, PF: Praderas de fanerógamas.

Referencia	Región	Mar	Hábitat	Época de puesta	Nº de puestas anuales	Método
Allain (1975)	Breña (N Francia)	Atlántico	IR	Marzo a Septiembre	1	IG
Bayed <i>et al.</i> (2005)	Rabat (Marruecos)	Atlántico	CH	Marzo a Junio	1	IG
Bayed <i>et al.</i> (2005)	Rabat (Marruecos)	Atlántico	CH	Marzo a Junio	1	IG
Bayed <i>et al.</i> (2005)	Rabat (Marruecos)	Atlántico	CH	Marzo a Junio	1	IG
Byrne (1990)	O de Irlanda	Atlántico	IR	Mayo a Agosto/Septiembre	1	Histología
Byrne (1990)	O de Irlanda	Atlántico	CH	Junio a Agosto/Septiembre	1	Histología
Catoira (1988)	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Marzo a Junio	1	IG
Catoira (1991)	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Abril a Junio	1	IG
Catoira (1995) ^a	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Abril a Julio	1	IG
Cherbonnier (1951), en Boudouresque & Verlaque (2007)	Breña (N Francia)	Atlántico		Junio a Agosto/Septiembre	1	
Chitini & Sellal (1994), en Guettat <i>et al.</i> (2000)	Angel (Argelia)	Mediterráneo		Abril, Octubre a Diciembre	2	
Crapp & Willis (1975)	Bantry Bay (Irlanda)	Atlántico	CH	Agosto a Septiembre, Enero a Marzo	2	IG
Demerche <i>et al.</i> (2009)	O de Argelia	Mediterráneo	PF	Marzo a Mayo y Octubre a Noviembre	2	IG
Demerche <i>et al.</i> (2009)	O de Argelia	Mediterráneo	IR	Noviembre	2	IG
Fenaux (1968)	Villefranche-sur-Mer (S Francia)	Mediterráneo	PF	Junio, Septiembre a Noviembre	2	Histología
Fernandez (1996), en Guettat <i>et al.</i> (2000)	Corsica (Francia)	Mediterráneo		Marzo a Junio, Agosto a Octubre	2	
Fernandez & Boudouresque (1997)	Corsica (Francia)	Mediterráneo	PF	primavera, finales verano/principios otoño	2	IG
Gabin <i>et al.</i> (1998)	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Marzo a Abril	1	IG

(Continuación)

Referencia	Región	Mar	Habitat	Época de puesta	Nº de puestas anuales	Método
Gago <i>et al.</i> (2003) ^b	Cascais (Portugal)	Atlántico	IR	Mayo, Julio y Agosto	varias	IG
Garmendia <i>et al.</i> (2010)	País Vasco (N España)	Atlántico	CH	Abril a Mayo	1	IG
González-Irusta (2009)	Cantabria (N España)	Atlántico	IR	Marzo a Septiembre	1	IG
González-Irusta (2009)	Cantabria (N España)	Atlántico	CH	Marzo a Septiembre	1	IG
Graeffe (1881), en Zavodnik (1987)		Mediterráneo		primavera a otoño	1	
Guettat <i>et al.</i> (2000)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	IR	Abril a Mayo, Agosto a Septiembre	2	IG
Guettat <i>et al.</i> (2000)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	PF	Abril a Junio, Octubre a Diciembre	2	IG
Guettat <i>et al.</i> (2000)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	IR	Abril a Junio, Octubre a Diciembre	1	IG
Guettat <i>et al.</i> (2000)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	IR	Febrero a Marzo	1	IG
Guettat <i>et al.</i> (2000)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	PF	Febrero a Marzo	1	IG
Haya (1990)	Asturias (N España)	Atlántico	CH	Mayo a Septiembre	1	IG
Jacquín <i>et al.</i> (2006)	Breña (N Francia)	Atlántico	Maér	Abril a Junio	1	IG
Leoni <i>et al.</i> (2003)	Corsica (Francia)	Mediterráneo	IR	Abril a Junio y Septiembre a Octubre	2	Histología
Leoni <i>et al.</i> (2003)	Corsica (Francia)	Mediterráneo	PF	Marzo a Abril y Septiembre a Noviembre	2	Histología
Leoni <i>et al.</i> (2003)	Corsica (Francia)	Mediterráneo	IR	Marzo a Abril	1	Histología
Lozano <i>et al.</i> (1995)	Cataluña (N España)	Mediterráneo	IR	primavera a inicios de verano	1	Histología
Lozano <i>et al.</i> (1995)	Cataluña (N España)	Mediterráneo	IR	primavera a inicios de verano	1	Histología
Lustres (2001)	Galicia (N España)	Atlántico	CH	Junio a Agosto	1	IG
Martínez <i>et al.</i> (2003) ^c	Andalucía (S España)	Mediterráneo	IR	Febrero a Julio	1	Histología
Martínez <i>et al.</i> (2003) ^c	Andalucía (S España)	Mediterráneo	IR	Febrero a Julio	1	Histología
Miguel & Catoira (1986)	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Marzo a Julio	1	IG
Miguel & Catoira (1990) ^d	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Marzo a Julio	1	IG
Montero-Torreiro <i>et al.</i> (1998)	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Mayo a Junio	1	IG
Montero-Torreiro & García-Martínez (2003) ^e	Galicia (N España)	Atlántico	IR	Mayo a Agosto	1	IG
Mortensen (1927), en Guettat <i>et al.</i> (2000)		Atlántico		verano	1	
Mortensen (1927), en Guettat <i>et al.</i> (2000)		Mediterráneo		Todo año	varias	
Neeft (1938), en Guettat <i>et al.</i> (2000)	Francia	Atlántico		Marzo/Abril a Julio/Agosto	1	

(Continuación)

Referencia	Región	Mar	Hábitat	Época de puesta	Nº de puestas anuales	Método
Régis (1979)	Marsella (S Francia)	Mediterráneo	IR	Junio, Septiembre a Noviembre	2	IG
Régis (1979)	Marsella (S Francia)	Mediterráneo	IR	Mayo, Septiembre a Noviembre	2	IG
Régis (1979)	Marsella (S Francia)	Mediterráneo	IR	Mayo Septiembre a Noviembre	2	IG
Sadoud (1988), en Guettaf <i>et al.</i> (2000)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	IR	Marzo a Abril, Octubre a Noviembre	2	
Sanchez-España <i>et al.</i> (2004)	Andalucía (S España)	Atlántico	IR	primavera a verano	1	Histología
Sanchez-España <i>et al.</i> (2004)	Andalucía (S España)	Mediterráneo	IR	primavera a verano	1	Histología
Selenka (1878), in Guettaf <i>et al.</i> (2000)	Bay of Túnez (Túnez)	Mediterráneo	IR	Marzo a Abril	1	
Sellem & Guillou (2007)	Bay of Túnez (Túnez)	Mediterráneo	IR	Abril a Junio	1	Histología
Sellem & Guillou (2007)	Bay of Túnez (Túnez)	Mediterráneo	PF	Abril a Junio	1	Histología
Semroud (1993)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	PF	Marzo, Julio a Agosto	2	IG
Semroud & Kada (1987)	Argel (Argelia)	Mediterráneo	PF	primavera a verano	1	IG
Shpigel, datos no publicados, en Shpigel <i>et al.</i> (2005)	Israel	Mediterráneo		Diciembre a Marzo	1	
Soualili (2008), en Dermeche <i>et al.</i> (2009)	Alger (Argelia)	Mediterráneo		Junio a Julio, Septiembre a Diciembre	2	
Spirlet <i>et al.</i> (1998)	Bretaña (N Francia)	Atlántico	CH	Mayo a Julio/Agosto	1	Histología
Symonds <i>et al.</i> (2007)	Bantry Bay (Irlanda)	Atlántico	CH	Junio a Julio	1	Nivel de carotenoides
Urgori <i>et al.</i> (1994)	Galicia (S España)	Atlántico	IR	Mayo a Junio	1	IG

^a Catoira (1995) fue excluido porque los datos ya fueron publicados en otros artículos del autor

^b Gago *et al.* (2003) se excluyó porque empleó individuos de 12 mm de diámetro

^c Martinez *et al.* (2003) fue excluido porque los datos ya fueron publicados por Sánchez-España *et al.* (2004)

^d Miguez & Catoira (1990) fue excluido porque los datos ya habían sido publicados por Miguez & Catoira (1986)

^e Montero-Torreiro & García-Martínez (2003) se excluyó porque los datos habían sido publicados por Montero-Torreiro *et al.* (1998)

ANEXO 5. Relaciones talla-edad estimadas para *Paracentrotus lividus* en medio natural

Se especifica la región de estudio, el rango de tamaños de los erizos analizados, el modelo de crecimiento ajustado y la edad máxima observada. Se muestra también el diámetro medio (mm) de los erizos para cada edad (1-11 años) predicho por el modelo de crecimiento. En los casos en que el crecimiento no se modeló matemáticamente, se incluye la relación talla-edad obtenida de los datos brutos.

Referencia	Región	Diámetro (mm)	Modelo de crecimiento	Edad máxima	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Sellem <i>et al.</i> (2000)	Túnez	23 - 62	von Bertalanffy	7	27	40	46	50	51	52	52				
González-Irujo <i>et al.</i> (2009)	N España	2-52	von Bertalanffy		15	26	36	43	49	53	57				
Fenaux <i>et al.</i> (1987)	S Francia	5-58	Logístico		14	29	41	48	50	51	51	52			
Allain (1978)	N Francia	55-92		8				68	72	72	76	74			
Allain (1978)	N Francia	8-62	von Bertalanffy	7	20	28	35	40	44	48	51				
Gago <i>et al.</i> (2003)	Portugal	40-65		8			45	45	47	50	53	49			
Gago <i>et al.</i> (2003)	Portugal	30-50		7			36	37	40	40	41				
Crapp & Willis (1975)	Irlanda	5-53		7	16	24	31	38	42	45	46				
Crapp & Willis (1975)	Irlanda	7-46		8	16	26	33	38	41	42	43	43			
Crapp & Willis (1975)	Irlanda	7-56		8	19	29	37	43	47	50	52	52			
Turon <i>et al.</i> (1995)	NE España	8-75	Gompertz	11	10	16	22	30	37	43	49	55	59	63	66
Turon <i>et al.</i> (1995)	NE España	10-52	Gompertz	10	8	13	19	24	29	34	38	42	44	47	
Haya de la Sierra (1990)	N España	5-55	Logístico	6,5	9	17	27	37	45	50	52				
Lustres (2001)	NO España	42-58		9				45	50	54	54	56	57		
Lustres (2001)	NO España	49-66		9				51	55	58	57	60	65		
Azzolina (1988)	S Francia	11-57	von Bertalanffy	7	15	26	33	39	44	48	50				
Tomšic <i>et al.</i> (2010)	Croacia	10-65	von Bertalanffy	15	25	33	39	44	49	52	55	58	60	62	63
Ouréns <i>et al.</i> (2013)	NO España	6-91	Tanaka	10	16	25	38	52	61	67	72	75	78	80	

ANEXO 6. Distribuciones empleadas para modelar el número de reclutas en el capítulo 8

Distribución Poisson (PO)

Siendo Y una variable aleatoria, la función de probabilidad de Poisson viene dada por:

$$f_Y(y | \mu) = \frac{e^{-\mu} \mu^y}{y!}$$

Donde $y = 0, 1, 2, \dots$ y $\mu > 0$. En este caso $E(Y) = \text{Var}(Y) = \mu$

Distribución binomial negativa tipo I (NBI)

Siendo Y una variable aleatoria, la función de probabilidad NBI viene dada por:

$$f_Y(y | \mu, \sigma) = \frac{\Gamma(y+1/\sigma)}{\Gamma(1/\sigma)\Gamma(y+1)} \left(\frac{\mu\sigma}{1+\mu\sigma}\right)^y \left(\frac{1}{1+\sigma\mu}\right)^{1/\sigma}$$

Donde $y = 0, 1, 2, \dots$, $\infty > \mu > 0$, $\sigma > 0$. En este caso $E(Y) = \mu$ y $\text{Var}(Y) = \mu + \sigma\mu^2$

Distribución binomial negativa tipo II (NBII)

Siendo Y una variable aleatoria, la función de probabilidad NBII viene dada por:

$$f_Y(y | \mu, \sigma) = \frac{\Gamma(y + \mu/\sigma) \sigma^y}{\Gamma(1/\sigma) \Gamma(y+1) (1+\sigma)^{y+\mu/\sigma}}$$

Donde $y = 0, 1, 2, \dots$, $\mu > 0$, $\sigma > 0$. En este caso $E(Y) = \mu$ y $\text{Var}(Y) = (1 + \sigma) \mu$

Distribución Poisson- Inversa gaussiana (PIG)

Siendo Y una variable aleatoria, la función de densidad de probabilidades de Poisson-inversa gaussiana viene dada por:

$$f_Y(y | \mu, \sigma) = \sqrt{\frac{2\alpha}{\pi}} \frac{\mu^y e^{1/\sigma} K_{y-1/2}(\alpha)}{(\alpha\sigma)^y y!}$$

Donde $\alpha^2 = \frac{1}{\sigma^2} + \frac{2\mu}{\sigma}$, y $K_\lambda(t) = \frac{1}{2} \int_0^\infty x^{\lambda-1} \exp(-\frac{1}{2}t(x+x^{-1}))dx$

Los parámetros μ (μ) y σ (σ) > 0 , y se relacionan con la media y varianza de la distribución, de tal manera que $E(Y) = \mu$ y $Var(Y) = \mu + \sigma\mu^2$

Distribución Sichel tipo I (SI)

Siendo Y una variable aleatoria, la función de densidad de probabilidades SI () viene dada por:#

$$f_Y(y | \mu, \sigma, \nu) = \frac{\mu^y K_{y+\nu}(\alpha)}{(\alpha\sigma)^{y+\nu} y! K_\nu(1/\sigma)}$$

Donde $\alpha^2 = \frac{1}{\sigma^2} + \frac{2\mu}{\sigma}$; $K_\lambda(t) = \frac{1}{2} \int_0^\infty x^{\lambda-1} \exp(-\frac{1}{2}t(x+x^{-1}))dx$ para $y = 1, 2, 3, \dots, \infty$,

$$\mu > 0, \sigma > 0, -\infty < \nu < \infty$$

Distribución Sichel tipo II (SICHEL)

Siendo Y una variable aleatoria, la función de densidad de probabilidades SICHEL () viene dada por:

$$f_Y(y | \mu, \sigma, \nu) = \frac{(\mu/c)^y K_{y+\nu}(\alpha)}{y! (\alpha\sigma)^{y+\nu} K_\nu(1/\sigma)}$$

Donde $\alpha^2 = \sigma^{-2} + 2\mu(c\sigma)^{-1}$, $K_\lambda(t) = \frac{1}{2} \int_0^\infty x^{\lambda-1} \exp(-\frac{1}{2}t(x+x^{-1}))dx$ para $y = 1, 2, 3, \dots, \infty$,

$$\mu > 0, \sigma > 0, -\infty < \nu < \infty, E(Y) = \mu \text{ y } Var(Y) = \mu + \mu^2 \left[\frac{2\sigma(\nu+1)}{c} + \frac{1}{c^2} - 1 \right]$$

Distribución Delaporte (DEL)

Siendo Y una variable aleatoria, la función de densidad de probabilidades DEL () viene dada por:

$$f_Y(y | \mu, \sigma, \nu) = \frac{e^{-\mu\nu}}{\Gamma(1/\sigma)} [1 + \mu\sigma(1-\nu)]^{-1/\sigma} S$$

Donde $S = \sum_{j=0}^y \binom{y}{j} \frac{\mu^y \nu^{y-j}}{y!} \left[\mu + \frac{1}{\sigma(1-\nu)} \right]^{-j} \Gamma(1/\sigma + j)$ para $y = 1, 2, 3, \dots, \infty$

$$\mu > 0, \sigma > 0, 0 < \nu < 1, E(Y) = \mu, y \text{ Var}(Y) = \mu + \mu^2 \sigma (1-\nu)^2$$

Distribución Poisson inflada en ceros tipo I (ZIP)

Sea $Y = 0$ con probabilidad σ , e $Y \sim PO(\mu)$ con probabilidad $(1-\sigma)$. Entonces Y tiene una distribución ZIP () dada por:

$$f_Y(y | \mu, \sigma) = \begin{cases} \sigma + (1-\sigma)e^{-\mu} & \text{Si } y = 0 \\ (1-\sigma)e^{-\mu} \frac{\mu^y}{y!} & \text{Si } y = 1, 2, 3, \dots \end{cases}$$

La media de Y es dada por $E(Y) = (1-\sigma)\mu$ y la varianza por $\text{Var}(Y) = \mu(1-\sigma)[1+\mu\sigma]$

Distribución Poisson inflada en ceros tipo II (ZIP2)

Sea $Y = 0$ con probabilidad σ , e $Y \sim PO(\mu)$ con probabilidad $(1-\sigma)$. Entonces Y tiene una distribución ZIP2 () dada por:

$$f_Y(y | \mu, \sigma) = \begin{cases} \sigma + (1-\sigma)e^{-\frac{\mu}{1-\sigma}} & \text{Si } y = 0 \\ (1-\sigma) \frac{\mu^y}{y!(1-\sigma)^y} e^{-\frac{\mu}{1-\sigma}} & \text{Si } y = 1, 2, 3, \dots \end{cases}$$

La media de Y es dada por $E(Y) = \mu$ y la varianza por $\text{Var}(Y) = \mu + \mu^2 \frac{\sigma}{1-\sigma}$

